

E Ö T V Ö S L O R Á N D T U D O M Á N Y E G Y E T E M
T E R M É S Z E T T U D O M Á N Y I K A R
Ö S L É N Y T A N I T A N S Z É K

Földtudományi Doktori Iskola
Vezetője: Prof. Gábris Gyula
Földtan-Geofizika Doktori Program
Vezetője: Prof. Mindszenty Andrea



A Pannon-tó halfaunájának taxonómiai, őskörnyezeti és evolúciós vizsgálata

DOKTORI ÉRTEKEZÉS

Bosnakoff Mariann

okleveles geológus

Témavezető:
Görög Ágnes, PhD
egyetemi docens

Konzulens:
Magyar Imre, DSc
tudományos tanácsadó

Budapest
2013.

Tartalomjegyzék

TARTALOMJEGYZÉK	1
1. BEVEZETÉS, CÉLKITŰZÉS	3
2. ENDEMIKUS FEJLŐDÉS, FAJKÉPZŐDÉS A HOSSZÚ ÉLETŰ TAVAKBAN	5
2.1 Hosszú életű tavak.....	5
2.2 A hosszúéletű tavak stabilitása.....	6
2.3 A hosszú életű tavak diverzitása	6
2.4 Fajképződés a hosszú életű tavakban	8
3. A PANNON-TÓ MINT HOSSZÚ ÉLETŰ TÓ FEJLŐDÉSTÖRTÉNETE.....	9
4. A PANNON-TÓ ÜLEDÉKEINEK RÉTEGTANA	11
5. A PANNÓNIAI HALFAUNA – AZ IRODALMI ADATOK ÁTTEKINTÉSE ÉS ÉRTÉKELÉSE.....	14
5.1 Halcsontvázak, izolált csont- és fogmaradványok	14
5.2 Otolithok	23
5.3 Pannon-tavinak vélt maradványok rétegtani helyzetének tisztázása.....	34
5.4 Irodalmi adatok rövid összefoglalása.....	36
6. A LELŐHELYEK FÖLDRAJZI ELHELYEZKEDÉSE ÉS RÉTEGTANI HELYZETE	40
7. A PANNON-TAVI OTOLITHOK VIZSGÁLATA.....	50
7.1 Anyag és módszerek.....	50
7.2 Rendszertani leírások	51
7.3 A Pannon-tavi otolithvizsgálatok összefoglalása.....	65
8. A PANNON-TAVI HALFAUNA ÉRTÉKELÉSE	67
8.1 A pannon-tavi halfauna taxonómiai összetétele és fossziliatípusok szerinti megoszlása....	67
8.2 A pannon-tavi halmaradványok rétegtani elterjedése	75
8.3 A pannon-tavi halfauna ökológiai jellemzése	77
8.4 Az édesvízi összetetek halfaunája	86
8.5 Geokémiai eredmények.....	88
8.6 A pannon-tavi halfauna endemizmusa	89
8.7 Összehasonlítás a Paratethys egyéb eurihalin faunáival	90
9. EREDMÉNYEK ÖSSZEFOGLALÁSA ÉS KÖVETKEZETÉSEK	95
10. KONKLÚZIÓ	100
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	101
IRODALOMJEGYZÉK.....	102
ÖSSZEFOGLALÁS.....	117
SUMMARY	118
MELLÉKLETEK.....	119

1. Bevezetés, célkitűzés

A késő-miocénben és a kora-pliocénben a Kárpát-medence területén egy nagy és mély tó, a Pannon-tó helyezkedett el. A tó mélysége több száz méter volt, vize pedig enyhén sós (brakk) lehetett. Legnagyobb kiterjedése idején szinte az egész medencét kitöltötte, majd medrét lassan, fokozatosan feltöltötte a hegységkeretből származó, folyók által beszállított üledék.

A Pannon-tó élővilágának 7 milló éves fejlődése során — mint a hosszú életű tavakban általában — jelentős szerep jutott az endemikus evolúciónak. Az őslénytani kutatások révén legkorábban, az 1800-as évek közepétől a puhatestű fauna vált ismertté. Később részletes tanulmányok születtek a kagylósrákok, foraminiferák, szervesvázú mikrop plankton szervezetek, kovamoszatok, mészvázú nannoplankton szervezetek és életnyomok köréből. A Pannon-tó (és a korabeli környező szárazföldek) élővilágáról való ismereteket átfogóan három monográfia mutatja be (Jámbor 1987, Papp et al. 1985, Stevanovic et al. 1990).

Feltűnő, hogy ezekből a nagy, összefoglaló művekből hiányzik a halfauna részletes leírása. Egyetlen tanulmány foglalkozik a Pannon-tó halainak ismertetésével, az sem átfogóan, hanem két részterületre, a Bécsi-medencére és a Belényesi-medencére koncentráva (Brzobohatý & Paně 1985). A halmaradványok pedig nem ritkák a Pannon-tó üledékeiben. Számos tanulmányban, leírásban, jelentésben találkozhatunk fosszilis halfogak, hallókövek, csontok, vagy pikkelyek említésével. Ezek meghatározása azonban legtöbbször nehéz; például a hallókövek (otolithok) rendszertani értékelése a modern szakirodalomban is vitatott; az ép vagy akár töredékes halcsontvázak, amelyek segíthetnék a kisebb vázelemek meghatározását, csak egészen kivételesen fordulnak elő. Így állhatott elő az az ellentmondásos helyzet, hogy miközben százával találhatók elszórt adatok a Pannon-tó halairól a Kárpát-medence másfél évszázados földtani szakirodalmában, a tó halfaunájáról, annak taxonómiai összetételéről, valamint tér és időbeli változásairól ismereteink ezidáig rendkívül szórványosak és szegényesek.

Dolgozatom célja ennek a nyilvánvaló hiányosságnak a megszüntetése, azaz a Pannon-tó halfaunájának részletes vizsgálata volt. Egyrészt összegyűjtöttem a halmaradványokat leíró szakirodalmat. Lehetőség szerint felkutattam minden olyan tételt, amely segítséget adhatott a fauna rekonstrukciójához, tehát a taxonómiai diverzitás, a rétegtani és időbeli elterjedés, és a paleoökológiai viszonyok

megismeréséhez. Másrészt összegyűjtöttem, megvizsgáltam, és taxonómiai revízió alá vettem minden olyan pannon-tavi hallókőmaradványt, amely számomra elérhető volt, akár friss terepi gyűjtésből, akár múzeumi [Magyar Földtani és Geofizikai Intézet, Országos Földtani Múzeum, Magyar Természettudományi Múzeum, belgrádi Természettudományi Múzeum (Prirodnjački Muzej, Beograd, Osztrák Földtani Intézet (Geologische Bundesanstalt, Wien)] vagy magángyűjteményekből.

Kutatómunkám során számos kérdésre kerestem választ. Milyen összetételű lehetett a Pannon-tó halfaunája? Milyen arányban szerepeltek benne a (más állatcsoportoknál korábban kimutatott) tengeri túlélők és édesvízi bevándorlók? Milyen mértékű endemizmus mutatható ki a halak körében? Mutatnak-e valamilyen térbeli és/vagy időbeli elterjedési mintázatot a halmaradványok? Milyen bizonyítékai vagy nyomai vannak a pannon-tavi fauna továbböröklődésének, paleobiogeográfiai kapcsolatainak a fosszilis és recens vízi környezetekben?

A dolgozat első részében röviden összefoglalom a Pannon-tó kialakulásának történetét és részletesen bemutatom a hosszú életű tavak általános jellemzőit. A könnyebb áttekinthetőség és jobb megértés kedvéért a tárgyalt üledékek korrelációját is áttekintem. A dolgozat fő részében két alfejezetben ismertetem a szakirodalomból megismert adatokat, különválasztva az otolithokat és az egyéb halmaradványokat. Az egyes maradványok leírásánál azok későbbi értékelését, revízióját is tárgyalom. Ezek után a saját vizsgálati területem, az otolithok gyűjtésének, feldolgozásának bemutatása következik, a dolgozat rendszertani fejezetében az általam vizsgált hallókőveket mutatom be. Az összeállított adatbázisból az egyes csoportok recens képviselőinek ökológiai paraméterei alapján táblázatok és diagramok értékelésével öskörnyezeti és paleobiológiai következtetéseket vonok le. A lelőhelyek korának ismeretében tárgyalom a halak rétegtani elterjedését. Eredményeimet, következtetéseimet a dolgozat végén röviden összefoglalom.

2. Endemikus fejlődés, fajképződés a hosszú életű tavakban

2.1 Hosszú életű tavak

Hosszú életűnek akkor tekintünk egy tavat, ha élettartama meghaladja a 100 000 évet. Másként megfogalmazva: egy biotóp több mint 100 000 éves fennállása az abiotikus paraméterek egymást kiegyenlítő, stabil környezetet fenntartó változása mellett. Ilyen hosszú időtartam lehetővé teszi, hogy egy tavi fauna igen nagy diverzitást érjen el (Gorthner 1994, Martens 1997).

A nemzetközi szakirodalomban a tavak jellemzésére más kifejezéseket, fogalmakat is használnak. Az egyik ilyen fogalom az ősi tó (ancient lake). A biológusok értelmezése szerint minden „régől fogva” a mai napig létező tó ebbe a kategóriába tartozik. „Régől fogva” létező, tehát hosszú élettartammal bíró (long-lived) tavakról van szó. A paleontológusok számára minden régen létezett (fosszilis, paleo) tó egyben ősi (ancient) is, élettartamtól függetlenül. Így tehát az 'ancient lake' kifejezés nem ugyanazt jelenti a két tudományterületen. Történtek próbálkozások a szakkifejezések tartalmi közelítésére, így került bevezetésre a 'paleo-ancient lake' a hosszú életű fosszilis tavakra. A legutóbbi megállapodás szerint inkább a hosszú életű (long-lived) kifejezést javasolják alkalmazni a témában járatos paleontológus szakemberek a nagy diverzitással rendelkező paleo-tavak esetében.

A ma ismert hosszú életű tavak között a legidősebb a Bajkál, déli medencéje ~ 30 millió éves (Martin 1994). A Bajkált korban a Tanganyika-tó követi, medencéjének kialakulása 14 millió évvel (Coulter 1994) vagy 9–12 millió évvel (Martens 1997) ezelőttre tehető. További figyelemre méltó endemikus faunával rendelkező hosszú életű tó Afrikában a Viktória-tó és a Malawi-tó, Európában az Ohridi-tó, Japánban a Biwa-tó, Dél-Amerikában a Titicaca-tó, Ázsiában a Holt-tenger, Európa és Ázsia határán a Kaszpi-tó. Ismert néhány, a Pannon-tóhoz hasonlóan hosszú életű fosszilis tó is, mint Kelet-Afrika Ny-i riftjében a Kaiso-tó vagy Észak-Amerikában a Newark-medence (Martens et al. 1994).

Valamivel rövidebb élettartamú tavak és tórendszerek a Paratethys területén is kialakultak a Pannon-tó fennállását megelőző, illetve azt követő időszakokban. A Paratethys északi partvonala mentén jött létre a Rzehakia-tórendszer a kora-miocénben (17,5–17,2 millió évek között), a lassan kiemelkedő Dinári-hegységrendszer intramontán medencéiben a Dinári-tórendszer (kora-miocén, 17,0–15,0 millió év), a

középső-miocénben a dél-németországi tórendszer, köztük a Steinheim-krátertóval (14,3–13,5 millió év). A Dinári-hegységrendszerhez hasonlóan és azzal egyidejűleg a Kárpátok kiemelkedő ívének intramontán medencéiben is elszigetelődtek víztestek, melyek a többi tóhoz hasonlóan a hosszú életű tavi környezetek és faunák életútját járták be. Ilyen tavi környezetről tanúskodnak például a Turóci-medencében feltárt rétegek (Pipík et al. 2012). A szarmata idejére a Középső-Paratethys területének beszűkülésével egy endemikus molluszkafaunával jellemezhető tó alakult ki (12,4–11,8 millió évek között). Ebbe a sorba illik bele a Pannon-tó. A fiatalabbak közül a közel egyidős dáciai (~5,0–3,0 millió év), erdélyi (~4,5–3,0 millió év) és szlavón (~4,0–3,0 millió év) tavakat emelném ki (Harzhauser & Mandić 2008).

2.2 A hosszúéletű tavak stabilitása

A hosszúéletű tavak stabilitását a következő három fő tényező határozza meg:

- tektonikus fejlődés,
- klíma,
- üledékbehordódás.

A hosszú életű tavak többségükben tektonikus árokban alakultak ki. Fennállásukhoz így szorosan hozzátartozik a terület fokozatos süllyedése. Az éghajlat változása legnagyobb mértékben a vízszint változását befolyásolja. Számos hosszú életű tónál kimutatható egy vagy több kiszáradási esemény. A tektonika és a klíma együttes hatása a tó kiterjedésének és mélységének alakulása, valamint az üledékbehordás mennyisége és sebessége. Nemcsak a drasztikus vízszintesés, hanem a megnövekedő üledékmennyiség is okozhatja egy tó elmocsarasodását, feltöltődését. A stabilitás feltétele tehát az abiotikus paraméterek egyensúlyi állapotot fenntartó változása, amivel magát a hosszú életű tó fogalmát is definiáltuk az előző fejezetben.

2.3 A hosszú életű tavak diverzitása

A hosszú életű tavak diverzitása jellemzően nagymértékű. Folyamatos fennállásukkal rezervoárt szolgáltatnak az ősi leszármazási láncoknak, így faunájuk az intralakuszin fajképződés során létrejött neoendemikumokból és a korábbi fauna túlélőiből, relikturnaiból tevődik össze. E sokféle és változatos faunát meghatározó fő faktorok:

- a taxonok fajképződési hajlama,
- az autochton fajképződés: a kialakuló új formák saját „bölcsőjükben” élnek tovább (ún. evolúciós rezervoárookban), az ősi forma tovább él, vagy az üledékből fosszilisán kimutatható,
- a fizikai és kémiai környezet változásai: elsősorban tektonikus és klimatikus változások,
- a kapcsolat más vízi rendszerekkel: a környező folyórendszerekkel fennálló kölcsönhatás következtében a tavi radiáció többszörös invázió eredménye is lehet, s a többől visszanépesedhetnek a folyóvizek.

Az egyik legsajátosabb jelenség a hosszú életű tavak faunájában az ún. fajcsoportok (species flocks) jelenléte. Három kritériuma van annak, hogy mikor nevezhetjük a közeli rokonságban lévő fajok egy csoportját ténylegesen fajcsoportnak (Martens et al. 1994).

1) A fajok leszármazása **monofiletikus**, egy közös őstől származnak. Nem kritérium, hogy a közös őznek is endemikusnak kell lennie (Schön & Martens, 2004, p. 140.)

2) A fajok **endemikusan** fejlődtek ki.

3) Jellemzőjük a „**speciozitás**” (*speciosity*), mely a meghatározás szerint: közeli rokonságban lévő fajok aránytalan előfordulása egy földrajzilag jól körülhatárolható területen (Martens et al. 1994). A fajcsoportok maximálisan 3-4 taxont tartalmaznak.

A legutolsó kritériumot többen vitatják (Albrecht et al. 2006, Schön & Martens 2004) szubjektivitása miatt.

A fajképződésre és a speciozitásra olyan biológiai faktorok hatnak, mint például a hibridizációs hajlam, a testméret, az agytérfogat, a nemi kiválasztódás szintje, vagy a napi megtett távolságok mértéke.

Egy tavi fauna diverzitását a fajképződés mellett a kihalások is alakítják, mivel közvetlen szelekciót eredményeznek. Kihaláshoz vezethet például a tó kiszáradása vagy vulkáni tevékenység. A megüresedő niche-eket a bevándorló és újonnan kifejlődő fajok töltik be. Számos biológiai tényező — predáció, versengés, élősködés — is hozzájárul a diverzitás növekedéséhez.

Az izolált vízi élettér kedvező feltételeket nyújt az élővilág izolált fejlődéséhez: nagyfokú diverzitás és endemizmus jellemzi a kontinentális területek ezen „evolúciós laboratóriumait”. Faunájuk szinte teljes egészében elkülönül a környező édesvizek, folyók, patakok és tavak élővilágától.

Fajképződés a hosszú életű tavakban

Új faj keletkezéséhez – leegyszerűsítve – egy új (esetleg megüresedett) niche-re van szükség, mely leggyakrabban a tómedence egy részének teljes elkülönülésével (ami lehet földrajzi vagy klimatikus barrierek eredménye) jöhet létre. Ebben az esetben beszélhetünk *allopatrikus* fajképződésről, amikor az izolálódó populációk között semmiféle génáramlás nincs, s a leszármazási vonalak szétválhatnak. Amikor nincs területi elkülönülés, de a új környezet drasztikusan különbözik a faj eredeti élőhelyétől, a fajkeletkezést *parapatrikusnak* nevezzük. Harmadik eset a peremi elkülönülés vagy *peripatrikus* fajképződés, amikor az ős átjut egy barrieren és kolonizál, utána differenciálódik. Az új helyen a faj általában nagyobb változásokon megy át mint az ő az eredeti helyen. Az abiotikus tényezők mellett számos biotikus tényező is közrejátszhat a fajképződésben. A negyedik esetben csak biológiai barrier (pl. eltérő szaporodási ciklus vagy élelemszerzési stratégia, kompetíció, zsákmány-ragadozó koevolúció, területhűség) választja el a populációkat rekombinációt és hibridizációt eredményezve (*szimpatrikus* fajkeletkezés).

Új fajok kialakulásában további szerepet játszik a barrierek fennállásának időtartama, mivel taxontól és biotóptól függően a fajkeletkezés módja lehet ugrásszerű (*punctuated equilibrium*), illetve fokozatos (*gradualizmus*). A „robbanásszerű” fajképződés (*explosive speciation*) inkább a litorális társulásokra jellemző, míg gradualista módon a stabilabb környezetben élő pelágikus társulások fejlődnek (Martens et al. 1994).

A halak között robbanásszerű fajképződésre példát McCune munkájában (McCune 1987) találunk. A Newark-medence a Pangea szétdarabolódása során létrejövő Észak-Amerikai-riftrendszer tagja, területét a triász–jura idején hatalmas kiterjedésű tórendszer foglalta el. McCune a Newark-medence jura korú *Semionotus* fajait vizsgálva leírta, hogy a tórendszer jelentős vízszintesései kiszáradási eseményhez, s ezzel együtt kimutatható kihálási eseményhez is vezettek, beleértve az endemikus halfauna kipusztulását. A körülmények kedvezőbbé válását követően a tómedence újratöltődésével a refúgium területeken túlélő fajok népesítették be az új életteret. A *Semionotus* fajok földrajzi és rétegtani elterjedési mintázata alapján három egymástól független radiációt különböztetett meg, melyeket nem csak az abiotikus tényezők befolyásoltak. A radiációt kolonizáció és diverzifikáció követte, mely fajképződéshez vezetett.

3. A Pannon-tó mint hosszú életű tó fejlődéstörténete

A Pannon-tó a jelenlegi ismeretek alapján 11,5 millió évvel ezelőtt különült el a Szarmata-tengertől és 4,5 millió évvel ezelőtt tűnt el. 7 millió éves fennállásával méltán nevezhető hosszú életű tónak. Legnagyobb kiterjedése elérhette a 280 000 km²-t (Magyar et al. 1999), maximális vízmélysége meghaladta az 1000 m-t. A víz sótartalma átlagosan 10–15 ‰ lehetett szinte végig a tó fennállása folyamán (Magyar 2010), kiédesedést csak a végső fázisokban mutattak ki. Az éghajlatot meleg, mérsékelt nedves és száraz időszakok váltakozása jellemezte (Böhme et al. 2008). A klíma, a tómedence süllyedése és a környező területek ezzel egyidejű kiemelkedése és lepusztulása azok az abiotikus paraméterek, melyek lehetőséget biztosíthattak e késő-miocén hosszú életű tó kialakulásához és fejlődéséhez.

A Pannon-medencét a középső-miocén elejétől a kora-pliocénig kitöltő Pannon-tó izolációját megelőzően egy epikontinentális tenger része volt, végleges lefűződését egy szignifikáns regresszió okozta. A nézetek megoszlanak, hogy tektonikus vagy eusztatikus okok eredményezték azt a vízszintcsökkenést, ami elkülönítette a Pannon-medencét elfoglaló víztömeget a Paratethystől (Magyar et al. 1999). Ez a vízszintesés egybeesik egy nagy eusztatikus tengerszinteséssel. Ugyanekkor az Erdélyi-medencét is víz borította a korábbi elképzelésekkel ellentétben (Magyar 2010).

A Pannon-medence kezdetben kiegyenlített térszín volt, a környező kisebb medencék süllyedése ekkorra már leállt vagy lelassult. A központi részen elhelyezkedő szárazulat fokozatosan feldarabolódott, a tómedence mély részmedencékre tagolódott (Drávai, Makói, Békési, Derecskei), ahol a vízmélység meghaladta akár az 1 km-t is. A legtöbb esetben a süllyedés centruma nem esett egybe a középső-miocén tektonikus árkok helyzetével.

A tó legnagyobb kiterjedését 9,5 millió évvel ezelőtt érte el (Magyar et al. 1999). A medenceperemi területeken lerakódó üledékek messze túlnyúltak az idősebb képződményeken, megtalálhatók a Középdunántúli-hátság nyugati előterében, valamint felhúzódtak az Északi-középhegység déli lejtőin. Az Erdélyi-medence részmedencéiben is fellelhetők a transzgresszió üledékei, köztük a Belényesi- és Zarándi-medencében, akárcsak délen a Bánát térségében. Az általános transzgresszióval ellentétben a Bécsi-medence alluviális síkság volt ebben az időszakban. Alig 0,5 millió évvel később a tó területe — az északnyugat és északkelet felől progradáló nagyméretű deltarendszerek feltöltő hatásának köszönhetően — a felére csökkent. Ennek következtében a Kisalföld

és az Alföld északkeleti része alluviális síksággá alakult, míg az általános vízszintesésből eredően az Erdélyi-medence kiszáradt. A tó területe lecsökkent, majd egy újabb transzgresszió által a szigetek többsége ismét elöntés alá került. Az ÉNy-i delta tovább épült, az ÉK-i részen a behordódás egyensúlyt tartott a vízszintemelkedéssel. 6,5 millió évvel ezelőttre az ÉNy-i progradáció szinte teljesen feltöltötte a tómedence Ny-i részét; az ÉK felőli feltöltődés sokkal lassabb ütemű volt (Magyar 2010).

A pliocén elejére a Pannon-tó összezsugorodott, s kiterjedése a Kárpát-medence déli részére korlátozódott. A tó élete folyamán legkevésbé a déli partvonala módosult, ebből az irányból érkezett a legkisebb mértékű terrigén behordódás. Az erős fluviális hatásra vize teljesen kiédesedett, édesvízi faunaelemek váltották az endemikus formákat. Feltöltődésével Európa egyik legvastagabb, nem tengeri üledékes képződménye jött létre.

A pannon-tavi puhatestűek több mint 90 %-a endemikus forma. Tanulmányozásuk a legrégebb óta tartó és legalaposabb valamennyi csoport között. Az 1800-as évek közepétől számos kiváló szerző írt le újabb és újabb — esetenként ugyan nem kellően megalapozottan — endemikus fajokat. Ezek alapján elmondható, hogy egy szokatlanul nagy mértékű morfológiai fejlődés és egy gyors ütemű radiáció zajlott le a puhatestű faunában (Magyar 2010, Wesselingh 2007).

Hasonlóan a puhatestűekhez, a mészvázú nannoplankton és szervesvázú mikrop plankton (dinoflagelláták, diatomák), továbbá a kagylósrákok túlnyomó többsége is endemikus. E csoportok tudományos feldolgozásának történeti összefoglalása és a kutatások eredményei megtalálhatóak Magyar összefoglaló munkájában (Magyar 2010). Valamennyi csoportról elmondható, hogy részben tengeri eredetű, részben édesvízi formáktól származnak (Cziczér et al. 2009). A tó élete során tengeri összeköttetés nem feltételezhető, így az ősi tengeri formák még a Szarmata-tenger lakói közül maradtak itt. A dinoflagelláták horizontális és vertikális elterjedésének feltérképezése központi szerepet kapott a Paratethys és a Mediterráneum kapcsolatának komplex vizsgálatában (például Popescu et al. 2009, Sütőné Szentai 2012).

4. A Pannon-tó üledékeinek rétegtana

Az irodalmi adatok feldolgozása során sok gondot okozott a különböző korban írt, vagy különböző szerzőktől származó munkák eltérő rétegtani- és kormegjelölései. Hogy átlássuk a következő fejezetben szereplő adatok időbeliségét, szükséges néhány sort szentelni a kronosztratigráfia és geokronológia kérdésének.

A Pannon-medence késő-miocén üledékeinek ősmaradvány-tartalom alapján történő rétegtani tagolására az 1800-as évek végén jelentek meg az első kísérletek. A feladat nehézsége a mai napig tartó nézetkülönbségekben is tükröződik. Mivel a Pannon-tó faunája csak részben tengeri eredetű, az ismert tengeri fajokkal nem lehet az egyes rétegösszleteket korolni, ráadásul a faunája endemikus. A biosztratigráfiai kutatásoknak így leginkább a medencén belüli korreláció lehet az elsődleges célja. (Természetesen, vannak törekvések a globális korrelációra is, mint pl. az emlőszónák vagy a magnetosztratigráfiai zónák, szekvenciasztratigráfiai ciklusok alapján.)

Magát a pannóniai elnevezést Lőrenthey alkalmazta először 1905-ben Telegdi Roth 1883-as, a „*congeriás rétegek*” korolására alkotott ’pannon’ elnevezése nyomán. A Balaton-monográfiában (Lőrenthey 1905) két fő részre, alsó- és felső-pannóniaira, ezeken belül pedig összesen öt szintre tagolta a Pannon-tó üledékeit. Korábbi munkáiban Lőrenthey (1893, 1894) még alsó- és felső-pontusinak nevezi a rétegeket a Keleti-Paratethys rétegtani elnevezését követve, akárcsak Halaváts a Balaton-monográfia egy korábbi kötetében (Halaváts 1902) ahol háromosztatú pontusit használ a koroláshoz. Lőrenthey alsó- és felső-pannóniai felosztását követi Vitális (1908) is munkáiban. Gorjanovič-Kramberger (1902), Koch (1904) és az osztrák Schubert (1902, 1906) pliocénnek nevezi a congeriás rétegeket. Leidenfrost (1916) bizonytalan pannóniai-pontusi megjelölésével nem foglal állást, egyben tükrözi a kérdés eldöntetlenségét.

A biosztratigráfiai ismereteket a mélyfúrások lehetőségének megjelenésével igyekeztek közzétani információkkal pontosítani és összehangolni. Sümeghy 1939-es munkájában közzétett felosztása kétosztatú, megkülönböztet medenceperemi és medencebelseji pannon rétegsorokat — ám ez utóbbi nem a mai értelemben vett megkülönböztetés, hanem az üledékek mai földrajzi elhelyezkedésére vonatkozik (Magyar 2004). Strausz 1942-ben szintén pannonként ír a „*congeriás rétegekről*”. Papp 1951-ben közzétett betűjeles tagolását Strausz teljes egészében az általa alsó-pliocénnek nevezett rétegekkel korrelálja. Papp felosztásának alapja a Bécsi-medence puhatestű

faunájának egy-egy jellegzetes együttese. A Pannon-tó déli rétegösszleteinek faunája alapján Stevanović (1951) állított fel rendszert, ám hasonlóan a Bécsi-medence tagolásához, ez is csak a lokális eligazodást segítette, igaz, jelentős erőfeszítéseket tett a medencén belüli és kívüli korrelációra egyaránt. Pană munkáiban (1965, 1982) a Belényesi-medence üledékeire a Bécsi-medence betűjeles zónabeosztását alkalmazta.

A következő fejezetekben az egyes irodalmi említéseknel a kor elnevezését illetően az adott szerző állásfoglalását idézem. A hivatkozott maradványok közös jellemzője ugyanakkor, hogy bármilyen kormegnevezéssel is illessék, valamennyi a Pannon-tó üledékéből került elő. A kivételeket külön tárgyalom az 5.3 alfejezetben.

A pannóniai határa és felosztása a mai napig vita tárgyát képezi, de ennek taglalása nem tartozik dolgozatom tárgykörébe. A későbbi fejezetekben szereplő korjelölések közötti eligazodást segítendő az 1. ábra a Középső- és Keleti-Paratethys késő-miocén és pliocén rétegtani korrelációját mutatja be.

KRON	POLARITÁS	IDő (millió év)	KOR	REGIONÁLIS KORSZAKOK	a Középső-Paratethys korszakai és biozónái	a Keleti-Paratethys korszakai és biozónái	Emlőszónák		
				Berggren et al. 1995	Rögl 1998	Magyar et al. 1999	Snel et al. 2001	Neveškaya et al. 1986; Trubikhin 1989; Popov et al. 2006	Harzhauser et Piller 2007
C1n		0		JÓN					
C1n			1.8	KALABRIAI					
C2				GELASI					
C2An				PIACENZAI					
C2Ar									
C3n		5		ZANCLAI					
C3r									
C3An				MESSINAI					
C3Ar									
C3Br									
C4n									
C4r									
C4An				TORTONAI					
C4Ar									
C5n		10							
C5r									
C5An									
C5Ar									
C5ADn		15		SERRAVALLEI					
C5ADn									
C5ADn									

1. ábra – A Középső- és Keleti- Paratethys késő miocén és pliocén regionális emeletei és biosztratigráfiai korrelációja (Popov et al. 2006 nyomán, Harzhauser & Piller 2007 újrakalibrált eredményeivel kiegészítve).

5. A pannóniai halfauna – az irodalmi adatok áttekintése és értékelése

A Pannon-tó egykori élővilágának sokszínűsége számos munka alapjául szolgált az elmúlt több mint száz évben, ám halfaunájának összefoglaló jellemzésére eddig nem került sor. A pannóniai lelőhelyek megoszlának aszerint, hogy egyes helyekről halcsontvázakat, másokról otolithokat vagy fogakat ismerünk, esetenként pedig együtt is előfordulnak a maradványok. Összességében, Főzy és Szente (2007) szavaival élve a „pannóniai üledékekben nem ritkák a halak maradványai”.

A halmaradványok gyűjtése és feldolgozása már az 1800-as évek közepétől nyomon követhető a szakirodalomban. Ebben a fejezetben a pannóniai halak kutatásának történeti áttekintését nyújtom két alfejezetbe rendezve, azonos hangsúlyt fektetve a halcsontok, vázmaradványok és fogak, valamint a hallókövek szakirodalomban fellelhető adataira. A publikációk összefoglalásainál elsőként a szerzők véleményét ismertetem, ahol szükséges, magyarázattal (későbbi revízióval, recens analógiával) egészítem ki. A szerzők által használt kormegjelöléseket átvettem az adott irodalom tárgyalásánál, pontosabb, modern szemléletű rétegtani elhelyezésükhöz a következő, lelőhelyekről szóló fejezet nyújt segítséget. A fajnevek írásmódjánál is megőriztem a forrásirodalom formátumát. A dolgozatban szereplő nemzetségek rendszertanát az 1. melléklet mutatja.

5.1 Halcsontvázak, izolált csont- és fogmaradványok

A pannon-tavi üledékekből előkerült halmaradványok első vizsgálójaként Münster osztrák paleontológust kell megemlíteni, aki 1842-ben megjelent publikációjában fogak alapján írta le a *Sphaerodus subtruncatus* fajt Brunnból (Brunn am Gebirge, Bécsi-medence). E fajt a Sparidae család tagjai közé sorolta. A *Sphaerodus* maradványai a lelőhelyen nagyobb mennyiségben megtalálhatók. 1846-ban megjelent munkájában Münster az inzersdorfi anyagbányából a *Cybium partschi* új fajt közli. Az inzersdorfi agyagból Heckel 1851-ben egy rövid leírást ad egy *Brosmius*-farokról. Ugyanezt a példányt vizsgálva Steindachner 1860-ban *Phycis suessi* néven új fajként írta le a maradványt (Steindachner 1860b).

Hantken 1859-ben egy rövid közlésében a Tinnye környéki késő-miocén üledékekből egy feltételezhetően fog alapján azonosított *Pycnodus muensteri* Agassiz, 1844 fajt említ *Congerina triangularis* társaságában. *Pycnodus* maradványok nem ismertek az

eocénél fiatalabb üledékekből (Poyato-Ariza 2005), így ez valószínűleg nem *Pycnodus*-fog lehet.

Fuchs 1871-ben megjelent rövid összefoglalásában is olvashatunk az inzersdroffi agyagbányából előkerült *Gadus*-féléről (ez a már említett *Brosmius*-farok), továbbá egy nagyméretű Percoidae lenyomatot is említ, amely a szerző szerint feltehetően a *Beryx* genusba sorolható. A Bécs melletti matzleinsdorfi agyagbányából egy Scombridae halmaradvány, míg a Laaer Berg melletti Barawitzka-féle agyagbányából egy Clupeidae csontváz került elő. Ezen adatok ismeretében — összegzi Fuchs —, a Bécs környéki „congeriás rétegekből” származó halfauna teljesen tengerinek tekinthető [echte Meeresfische]. Azzal fejezi be feljegyzését, hogy éppen időszerű a „congeriás rétegek” újraértelmezése, s az eddigi ’édesvízi összlet’ elnevezés helyett a ’brakkvízi rétegek’ megjelölés helytállóbb, már csak az említett maradványok miatt is.

1884-es munkájában Gorjanović-Kramberger Gadidae és Clupeidae fajok mellett *Brosmius* csontváz-maradványokat is ismertetett a Zágráb környéki szarmata halmaradványos rétegekből. A Beočinból előkerült *Brosmius strossmayeri* új faj esetében ugyanakkor az üledék korát bizonytalanul jelöli meg (szarmata?). A londjicai márgából Gadidae-maradványokat, egészen pontosan egy állcsontot és pikkelyeket említ (Gorjanović-Kramberger 1899). Később, 1902-ben három, többé-kevésbé épen megőrződött, pikkelyekkel borított halmaradvány került elő Budapest-Rákoson, ahogy Gorjanović-Kramberger fogalmaz: „elegyes vízi lerakódásban” (az ún. kék pontusi agyagban), melyeket a *Clupea hungarica* új fajba (Clupeidae, Heringfélék) sorolt. (A legépebb példány ma a Magyar Állami Földtani Intézet kiállításában megtekinthető. Az Intézet fennállásának 100. évfordulója alkalmából 1969-ben megjelentetett bélyegsorozat 1 Ft-os bélyegét a fosszília grafikája díszíti).

1902-ben, a Földtani Közlönyben megjelent előzetes tanulmányában írja Koch, hogy a gerincesek közül leginkább halmaradványok kerülnek elő a beočini cementgyár bányájából. „Egy nagy halnak” állkapocs elemei, koponya- és vállöv elemei, s fogai kerültek elő. A maradványokból 1 m körüli testhosszal jellemezhető, tőkehalfélékhez tartozó halra következtet, s az állkapocs alapján a *Gadus (Merlangus) vulgaris* fajba sorolja a leleteket. Egy részleges csontváz alapján a *Brosmius* genust is azonosítja, miután összevetette Gorjanović-Kramberger 1884-es *Brosmius strossmayeri* leírásával. A teljes azonosítás nem volt lehetséges a lelet hiányosságai miatt. A ragadozó trópusi-szubtrópusi *Sphyræna* genus (barrakudák) fogmaradványai is előkerültek. Koch

feltételezte, hogy recens rokonsággal bíró új fajról van szó. Két, külön Labridae fajba tartozó fogat is talált (Koch 1902).

Az 1902-es rövid közlést követően a halmaradványok behatóbb tanulmányozása után a következő fajokat ismerteti Koch (1904a): a korábban a *Gadus (Merlangus) vulgaris* fajhoz sorolt példányt *Gadus (Merlangus) pannonicus* n. sp. új fajként írja le, s feltételezései szerint a Pannon-tó leggyakoribb halfaja lehetett a vázmaradványok (premaxillare, claviculare, preoperculare, fogak, csigolyák) mennyisége alapján. A maradványok töredékesek, kopottak, hiányosak, leginkább a *Gadus morrhua* Linnaeus, 1758 recens faj csontjaira hasonlítanak Koch véleménye szerint. A „kráteralakú fogpárnák” „határozottan a *Merlangus* alnemnek egy kihalt nagy fajára utalnak”. Koch nem tudta recens *Merlangus*-anyaggal összevetni a maradványokat, de nem is feltételezi azt, hogy a recens *Merlangus*-ok bármelyike már létezett volna az 'alsó-pliocén'-ben. Így a bélyegek, és az általa föllet irodalom adatai alapján új fajként írta le. A *Merlangus* genus tagjait azóta átsorolták a *Merlangius*, *Merluccius*, *Micromesistius*, *Gadiculus*, *Pollachius* és *Boreogadus* genusokba. Koch fajának másik közeli recens rokonsága feltételezhetően a *Merlangius merlangus* (Linnaeus, 1758), melynek egy alfaját is leírták *M. merlangus euxinus* (Nordmann, 1840) néven a Fekete-tengerből, de ismert az Azovi-, a Márvány-, az Égei- és az Adriai-tengerből is (Keskin 2010b).

A korábban *Brosmius* sp.-ként közölt törzsmaradványt az alaposabb vizsgálatok után a *Brosmius strossmayeri* Gorjanović-Kramberger, 1884 fajjal azonosnak találta Koch. Kramberger típusa szintén Beočinból való. A *Brosmius* genus ma érvényes neve *Brosme* Oken (ex Cuvier), 1817.

A *Sphyraena* fogmaradványokat új fajként különítette el Koch *Sphyraenodus hexagonalis* néven. A fogak a kúp tövéénél hatszög keresztmetszetűek lekerekített csúcsokkal és bemélyedő lapokkal, innen az elnevezés. Elrendeződésük és az állkapocshoz való kapcsolódásuk alapján közeli rokonságot feltételez a *Sphyraena* (barrakuda) recens nemzetséggel. A *Sphyraenodus* kihalt genus, ismert az eocén Londoni Agyagból (Monsch 2005) a báciaoroki (Kolozsvár, Románia) eocénből (Koch 1904b), németországi és belgiumi oligocén rétegekből (Koch, 1904a). A *Sphyraenodus* genust nagyméretű, kúpos, hüllőszerű fogak jellemzik, az újonnan talált állcsontmaradványok alapján mégsem lehet egyértelműen a barrakudákhoz sorolni (Monsch 2005).

A Perciformes rend képviselőiként egy *Serranus*-maradványt (Serranidae) és egy új fajt, a *Lates pliocaenus*-t (Latidae) is közöl Koch (1904a) tanulmányában. Az

értékelésnél azt írja, hogy legközelebbi rokonsága a Gorjanović-Kramberger által a szarmatából leírt *L. croaticus* lehet, de azzal nem azonosítható teljes mértékben, sem a badeni lajtmésző *L. partschii*-jával. A fosszilis *Lates*-ek mind tengeri üledékekből kerültek elő — foglalja össze Koch.

Az 1902-es írásban még Labridae-fognak tartott maradványt *Gyrodus* sp.-ként határozza újra ebben a munkájában Koch és a Fruska Gora késő-kréta rétegeiből való áthalmozásnak tekinti. Összefoglalásként megállapította, hogy ezt a faunát a *Lates* kivételével tengeri halak alkotják, melyek legközelebbi recens rokonsága az Atlanti-óceánban és a Földközi-tengerben, kisebb arányban az Indiai-óceán vizeiben fordulnak elő. Végezetül arra a következtetésre jutott, hogy az 'alsó-pliocén' korszakban a Mediterráneum összeköttetésben volt az Atlantikummal és az Indiai-óceánnal egyaránt, s a Pannon-tó ennek egy „csaknem elzáródott” „brackvizű” öble volt. A cementmárga fölötti 'felső-pannóniai' rétegekből egy *Pycnodus* sp.-t közölt Koch azzal a megjegyzéssel, hogy a *Gyrodus* sp.-hez hasonlóan szintén a krétából áthalmozott lehet, de a Fruska Gora idősebb rétegeiből ez sem került elő korábban. (A Koch gyűjtéséből származó típuspéldányokat ma a Magyar Természettudományi Múzeum Őslénytani és Földtani Tárának gyűjteményében őrzik (Pálfy et al. 2008).

Toula 1905-ben írt le a siebenhirteni lelőhelyről egy általa még tonhálnak vélt maradványt *Pelamycybium* (*Sphyraenodus*) *sinus-vindobonensis* néven. Ez a faj a *Cybium partschi* Münster és a *Sphyraenodus hexagonalis* Koch fajával mutatta a legnagyobb hasonlóságot. Legközelebbi recens rokonaként a makrélaféle *Pelamys sarda* (*Sarda sarda* Bloch, 1793, bonító) atlanti fajt jelölte meg. Végül Toula a *Pelamys* és *Cybium* rokonság alapján bevezette a *Pelamycybium* genust, Schultz 2004-es revíziójában a *Cybium partschi* Münster 1846 fajt átsorolta *Pelamycybium* nemzetségbe. A fajt ma a Scombridae családba sorolják (Schultz 2004).

Vitális 1908-ban Tihany-Fehérpart I. rétegéből két 'felső-pannóniai' korú Sciaenidae fogat említett. Leidenfrost 1916-ban koponyamaradványok alapján írt le két új Siluridae-fajt, a *Silurus pliocaenicus*-t és a *Silurus stenocephalus*-t a budapest-rákosi Drasche-féle téglagyár agyagbányájának 'pannóniai-pontusi' korú felső rétegeiből. A Siluridae-maradványokból az alábbi következtetéseket vonta le: „a *Silurus*-nemet eddig kizárólag édesvízinek tekintettük, a budapest-rákosi leletek azonban azt bizonyítják, hogy ez a genus is tengeri eredetű” (p. 361.), mivel a Pannon-tó vizében élt, ami a „félíg sós szarmata-medence relikta”. Feltételezi, hogy az előkerült 'pliocén' fajok szűk elterjedési körrel bíró harcsák voltak, a ma élő Siluridae-félékhez hasonlóan a meleg

éghajlatot kedvelték és a 'pliocénben' kihaltak, a mai lesőharcsa pedig ázsiai jövevény (Leidenfrost 1916). Jámbor (1980) ezt így fogalmazta meg: „A harcsafélék kizárólagos előfordulása a víz sótartalmának erőteljes felhígulásáról tanúskodik” — recens példa az európai *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 faj, amely esetenként brakkvizekben is előfordul.

1934-ben *Lota hulai* néven írt le új édesvízi fajt Pietschmann a bécsi Ober-Laa vasútállomástól északra fekvő téglagyár congeriás agyagjából.

Vitális 1951-es publikációjában a soproni nagytómalmi fürdőtelep fajlistájában Sciaenidae fogakat (garat- vagy őrlőfogak) említ. Ugyanebben az évben, Thenius az eichkogeli emlősfauna feldolgozása kapcsán halmaradványokat ismertet (Thenius 1951). Egy állkapocstörédeket az édesvízi *Esox lucius* Linnaeus, 1758 fajhoz sorolt, a többi lelet azonban annyira töredékes, hogy még csak család szintjén sem tudta rendszerezni. Thenius 1952-ben új Clariidae fajt (zacskósharcsafélék) írt le *Heterobranchus austriacus* néven koponyaelem és úszótüske alapján a vösendorfi lelőhelyről. 1994-es munkájában Gaudant az ábrázolás alapján a *Silurus* genusba sorolja át a maradványt.

Kretzoi 1952-ben a Magyarhoni Földtani Társulat szakülésén tartott előadást a Bicske környéki lelőhelyekről előkerült gerinces maradványok kapcsán. A nagy homokbányából egy Sparidae fog került elő csigolya- és koponyacsont-törédek kíséretében, melyeket Kretzoi *Chrysophrys*-nak határozott. E genusról azt írja, hogy melegkedvelő-sztenoterm, sztenohalin csoport, vagyis mind a hőingadozásra, mind a víz sótartalmának változásaira érzékeny. Ezen tulajdonságok a Pannon-tó fizikai sajátosságait tekintve az addigi ismeretekkel nehezen összeegyeztethetőek. Ezt igyekszik alátámasztani Heckel, Fuchs és Steindachner bécsi-medencei adatainak — Koch (1904a) összesítésének — citálásával (*Brosmius* sp. és *Percoidea* cf. *Beryx* sp. Inzersdorfból, *Scombroidea* ind. Matzleinsdorfból, *Clupeoidea* indet. Laaerbergből, *Clinus gracilis* Steindachner, *Sphyræna viennensis* Steindachner, *Caranx carangopsis* Heckel, *Scorpaenopterus siluridens* Steindachner, *Clupea elongata* Steindachner *Clupea melettaeformis* Steindachner, *Gobius viennensis* Steindachner, *Gobius elatus* Steindachner, *Gobius oblongus* Steindachner és *Phycis suessi* Steindachner Hernalsból — ezekkel a fajokkal bővebben az 5.3 fejezetben foglalkozom), továbbá Gorjanovič-Kramberger budapest-rákosi *Clupea hungarica* (=Alosa) fájával és Koch beočini halmaradványaival [*Gadus* (*Merlangus*) *pannonicus* Koch, *Brosmius strossmayeri* Gorjanovič-Kramberger, *Sphyrænodus hexagonalis* Koch, *Lates pliocaenus* Koch, *Serranus* sp.]. Ezek mind-mind tengeri formák — jelenti ki Kretzoi Koch megállapítása

nyomán (helytelenül, mivel Koch is írja, hogy a *Lates* édesvízi), kivéve a *Gobius*-okat, melyek közt vannak édesvíziek, de a többi kizárólag tengeri, s még csak nem is elegyesvízi. Koch a beočini márgából egy *Gyrodus* sp. fogat, a fedő 'felső-pannóniai' homokból pedig egy *Pycnodus* sp. fogat is leírt feltételezve, hogy mezozoos üledékek áthalmozódásával kerültek a márgába. Igaz, eredetileg Labridae fogaknak vélte, s utóbb ez a meglátása bizonyult helyesnek, ugyanis áthalmozásról szó sincs, tengeri halak fogait találta a pannóniai rétegekben — állapítja meg Kretzoi. A polgárdi gerinces faunából egy Cyprinidae fog került elő (*Leuciscus?*), amelyről azt feltételezi, hogy a környező szárazföld patakjából kerülhetett a barlangi üledékbe, s nyilvánvalóan nem a Pannon-tóból való. Említi Leidenfrost *Silurus*-leleteit Budapest-Rákosról, melyek annyiban árnyalják a képet, hogy közismerten élhettek egyaránt tengeri és édesvízi körülmények között. Végül kijelenti, hogy „a Bécsi-medencétől a Szerémségig egyetlen kizárólagos édesvízi halfajt sem találunk, viszont több az olyan tengeri hal, melyek közül egyik-másik még az elegyesvíz jelenlétét is igen kétséssé teszi (Kretzoi 1952).

1954-ben jelent meg Papp & Thenius szerkesztésében a neves vösendorfi (Brunn-Vösendorf) lelőhely teljes faunájának leírása. A halakról szóló fejezet Weinfurter munkája, melyben felsorolja a Bécsi-medencéből addig ismert halmaradványokat, otolithokat. Az elsőként leírt pannon-tavi halmaradvánnyal kezdi tanulmányát: a brunni lelőhelyről leírt *Sphaerodus subtruncatus* Münster fajról úgy véli, hogy nem azonos a Dunker által illusztrált Münster-hagyaték (1846) *Sphaerodus subtruncatus* példányával. Weinfurter megállapította, hogy az állkapocs hasonlít az elliptikus fogakkal rendelkező, a dévényújfalui (Neudorf an der March, Theben-Neudorf, mai szlovák neve: Devínska Nová Ves) tengeri rétegekből *Chrysophrys* néven leírt maradványhoz is, s ez alapján a *Chrysophrys subtruncatus* elnevezést javasolja. Böhme 2002-ben *Barbus* („*Luciobarbus*”) *subtruncatus* néven revideálta a fajt. A Pannon-tó bővelkedett a kemény, meszes héjú puhatestűekben, megfelelő táplálékot biztosítva a Sparidae fajoknak. Ezt a feltételezést az előkerült fog- és állkapocsmaradványok is alátámasztják. A gyakorinak mondható ovális alakú fogak, melyek olykor állkapocsban is előkerülnek, feltételezhetően a Sparidae-félékhez tartozhatnak – véli Weinfurter (1954).

A pannon-tavi üledékek jellegzetes halmaradványai a garatfogak, melyek szép számban kerültek elő osztrák és magyar lelőhelyekről egyaránt. Közülük számosat Schubert (1902) is és Lörenthey (1905) is Sciaenidae garatfogaknak határozott. Weinfurter (1954) álláspontja szerint, a recens Sciaenidae garatfogakkal való összevetés után ez az értelmezés kizárható, inkább a Cyprinidae családba tartozónak véli ezeket a

leleteket, de ennél közelebbit ő sem tud róluk mondani. E feltételezés alapján a Sciaenidae garatfogak igen ritkák a késő-miocén üledékekben. Teljes Sciaenidae csontvázat eddig még nem találtak — írja Weinfurter (1954), ám feltételezi, hogy a Fuchs által 1871-ben Inzersdorfból említett Percoidae csontváz lehet, hogy inkább ehhez a családhoz tartozik.

A Cyprinidae családba tartozik a Münster által 1842-ben *Soricidens haueri* néven leírt izolált garatfog, amelyet Weinfurter a *Leuciscus* genusba sorol át (Weinfurter 1949). Az ismertetésben megemlíti, hogy a Weiler által 1928-ban a romániai pliocénből leírt *L. rutilus pliocaenicus* fajtól teljesen elkülöníthető, s a leobersdorfi (pannóniai E zóna), illetve az eichkogeli és moosbrunni (pannóniai H zóna) lelőhelyekről előkerült garatfogak sem mutatnak semmilyen hasonlóságot Weiler fájával. E maradványok, és a *Leuciscus* genus legutolsó feldolgozója Böhme, aki 2002-es munkájában a *Scardinius* genusba sorolta át a leleteket. A Cyprinidae családba tartozó otolithok eddig még nem kerültek elő — írja Weinfurter 1954-ben.

A korábban a Clariidae családba sorolt *Heterobranchus austriacus* Thenius fajnál Weinfurter (1954) megemlíti, hogy a ma élő legközelebbi rokonsága Afrika és Ázsia trópusi, szubtrópusi édesvízeiben él.

Toula 1905-ben publikált *Pelamycybius sinus-vindobonensis* fajáról írja, hogy már Münster hátrahagyott munkájában (1846) is szerepel egy bizonytalan állkapocstörődék az inzersdorfi lelőhelyről *Cybium partschi* néven. Toula a siebenhirteni lelőhelyen talált példányt jelöli ki új fajként, bár a vösendorfi lelőhelyről is előkerült egy példány, de a faj szintű határozáshoz nem volt elegendő. A legújabb maradványok Brunn-Vösendorfból állkapocsmaradványok és különálló fogak, de ezeket sem lehetett pontosabban faj szinten azonosítani. A *Pelamycybius* feltételezhetően egy csökkentsósvízi [Kaspibrack] környezethez alkalmazkodott tengeri reliktum, a Pannon-tó egyik legnagyobb ragadozó halfaja lehetett, s valószínűleg egy már kihalt cápa- vagy delfinfaj szerepét vehette át egykori élőhelyén — írja Weinfurter (1954). A legközelebbi ma élő rokonai a *Pelamys* és a *Cybium* genusok, mindkettő tengeri forma, a *Cybium* inkább a partközeli területek lakója. Fuchs 1871-es feltételezett Scombridae maradványát csupán említés szintjén idézi.

Weinfurter (1954) összefoglalójából kiderül, hogy a vösendorfi lelőhelyen a legtöbb halmaradvány homokos közbetelepülésekből származik, településük parautochton. Szinte az összes taxonról elmondható, hogy kedveli a nagy folyótorkolatokat,

esztuáriumokat. Ez főként a Cyprinidae-félékre vonatkozik, a *Heterobranchus* és a *Lota* fajoknál pedig nem kizárható.

Rudabánya mellől, a Ruda-hegyről Gaudant (1989) ismertette az *Alosa* cf. *sculptata* (Weiler, 1920) fajt, amely véleménye szerint eltért a Böhm által 1942-ben Tállyáról publikált *Alosa sculptata* (Weiler, 1920) példánytól (Böhm 1942). Emellett Szuhakállóról említi az *Alosa nordmanni* Antipa, 1904 fajt a congeriás agyagból. A rudabányai rétegek pannóniai fluviális-lakusztis eredetűek, míg a tállyai példány feltehetően idősebb, valószínűleg szarmata korú rétegekből került elő. A szarmata üledékekből ismertek Clupeidae vázmaradványok szerte a Kárpát-medencében. A rudabányai édesvízi környezet és a tengeri, normál sótartalmat kedvelő *Alosa* jelenléte első pillantásra ellentmondásos, de az *Alosa*-félék ívni az édesvizekbe úsznak fel.

Barnabás és Strausz (1989) Budafapuszta, Magyarszentmiklós, Újfalú, Újudvar és Görgeteg mellett mélyített fúrások adatai között tesz említést halmaradványokról.

Gaudant 1994-es munkájában a főemlős-maradványairól híres, édesvízi összletet feltáró götzendorfi lelőhelyről (pannóniai F zóna) hét csontoshalfajt különített el vázmaradványok alapján. Öt Cyprinidae-t, egy Siluridae-t és egy nagyon bizonytalan Percoidei-t. A fauna alapján meglehetősen mérsékelt klímát és nyugodt tavi környezetet feltételez. Götzendorf a legidősebb ismert előfordulása a *Silurus* nemnek (harcsák). Ez a halfauna nyugodt, csendes vizű tavi környezetre utal mérsékelt éghajlati viszonyok között. A Sciaenidae-k esetében Brzobohatý 1992-es írására hivatkozik, melyben a szerző a recens *Umbrina* Cuvier genusba sorolja a maradványokat. Gaudant (1994) megállapításait 2002-ben Böhme revideálta.

A bátaszéki téglagyár agyagbányájából egy halcsontváz, valamint halfogak és halpikkelyek kerültek elő (Lennert et al. 1999). A 20–30 m vastag homok-közbetelepüléses szublitorális agyag biosztratigráfiailag teljes egészében a Congeria rhomboidea Zónába tartozik, kevéssel a Spiniferites validus Zóna teteje fölött helyezkedik el. Valamennyi halmaradvány a Cyprinidae családhoz tartozik (Kordos in Lennert et al. 1999).

Jelentős revíziós munka Böhme 2002-es publikációja, melyben egyrészt pontosította a *Capitodus subtruncatus* Münster, 1842 típuspéldányának lelőhelyét és rendszertani helyét, másrészt feldolgozta a Götzendorf melletti homokbányából (pannóniai F zóna) származó csont- és fogmaradványokat. Vizsgálatai során kilenc édesvízi halfajt különített el, melyek között szerepel egy aff. *Umbrina* sp. is, mint a Sciaenidae család képviselője. Az elnevezést Brzobohatý otolith határozásaira alapozza, mivel

Götzendorfból Brzobohatý a „genus aff. *Umbrina*” *kokeni* és a „genus aff. *Umbrina*” aff. *kokeni* fajok összesen 469 példányát közölte (Brzobohatý 1992). Böhme szerint feltűnő, hogy az otolithok nagy száma nincs összhangban az elenyésző mennyiségű csontmaradvánnyal (4 db fog és néhány csont). Hozzáteszi ugyanakkor, hogy mivel Brzobohatý nem adja meg pontosan az otolithok helyét a götzendorfi szelvényben, az eltérő összetétel alapján a két minta valószínűleg különböző rétegekből származik.

A vizsgált öt család kilenc fajából (*Barbus vindobonensis* n. sp., *Tinca* sp., *Scardinius haueri*, *Cobitis martini* n. sp., *Cobitis* n. sp. *Heterobranchus austriacus*, *Silurus* n. sp., *Gobius* sp., aff. *Umbrina* sp.) négy nem ismert a vallesinál idősebb európai üledékekből — a vallesi esemény tehát a halakat is érintette. Eddig ez a legdiverzebb édesvízi halfauna az európai vallesi korszakból (MN9 és MN10, késő-miocén eleje).

Böhme (2002) a *Barbus* fajok esetében kimutatott egy leszármazást is: a pannóniai F zóna *B. vindobonensis*-e feltehetőleg az E zóna *B. subtruncatus*-ából fejlődött ki. Ez könnyen elfogadható, ha tudjuk, hogy a *Barbus*-ok táplálkozás szempontjából specialisták, s a pannóniai molluszkafauna diverzitása kellő lehetőséget biztosíthatott a fajképződéshez. Ezt a megállapítást Böhme szerint a rencens kutatások is alátámasztják, miszerint hasonló ökotípusú *Barbus*-ok nem feltétlenül állnak közeli filogenetikai rokonságban, míg eltérő ökotípusú társaikról kimutatták, hogy egyazon szülőpopuláció leszármazottai minden benépesített élettérben.

A götzendorfi üledékek együttesében a bentosz fajok dominálnak: hét faj aljzatlakó (bentosz) vagy legalábbis a vízoszlop alján él (bentopelágikus), közülük öt bentosz élőlényekkel, kettő halakkal táplálkozik. Csupán 2 két taxon él a vízoszlop középső vagy felső részén: a növényevő *Scardinius haueri* és a ragadozó aff. *Umbrina* sp. Ezzel szemben, a középső-miocén közösségekben csak egy-két bentosz fajt találunk (*Cobitidae*, *Gobiidae*). Böhme (2002) véleménye szerint a középső-miocén kígyófejű hal (*Channidae*) csúcsragadozó szerepét a késő-miocénben a *Siluriformes* rend képviselői veszik át. A középső- és felső-miocén határán lezajló biotikus események, a diurnális vizuális ragadozó *Channidae*-félék kihalása, illetve a *Siluriidae*-k (valódi harcsafélék) és a *Clariidae*-k (mászóharcsafélék, nokturnális, szaglással és mechanoreceptorokkal tájékozódó ragadozók) megjelenése/bevándorlása alapvetően változtatta meg a vízi ökoszisztéma szerkezetét.

Kora-pannóniai halmaradványokat dolgozott fel közösen Schultz és Brzobohatý (Schultz 2004) a matascheni rétegekből (Stájer-medence). Izolált csontok, fogak és otolithok alapján megállapították, hogy a faunában együtt fordulnak elő a lassú folyású,

iszapos aljzatú folyókat kedvelő Cyprinidae-félék és a pannon-tavi faunára jellemző brakkvízi Sciaenidae-félék a csökkent sótartalomhoz alkalmazkodni képes *Pelamycybiummal*, Moronidae és Sparidae fajokkal.

Böhme (in Cziczter et al. 2009) a Száki Formációból egy Müller Pál által Kisbéren gyűjtött vázmaradványt ismertet, amely egy részleges Percoidae váz. Rosszul megőrződött, a test postanalis része hiányzik, a teljes hosszt körülbelül 13 cm-re becsüli. Az ismert fosszilis Percoidae csontvázaktól eltérő formáról van szó, az üledék kora alapján feltételezi, hogy a Schubert által Öcsről leírt *Perca* otolith-tal (*Otolithus* (*Percidarum*) *öcsensis* Schubert, 1912) és a Weinfurter által Eichkogelből leírt otolith-tal (*Perca edlaueri* Weinfurter, 1950) lehet közelebbi rokonságban. Schubert (1912) az *Otolithus* (*Percidarum*) *öcsensis* fajt a *Perca fluviatilis* recens fajjal rokonítja, míg Weinfurter (1950) a *P. edlaueri* legközelebbi rokonának a *P. flavescens* fajt tartja, szemben a *P. fluviatilis*-szel. Böhme lehetségesnek tartja, hogy az eichkogeli otolith és a kisbéri maradvány azonos fajba tartoznak, de nehéz ezt bizonyítani, mert a vázmaradvány otolithjai túlságosan rossz megtartásúak a további vizsgálatokhoz, épp ezért megmarad a *Perca* sp. (?*P. edlaueri*) elnevezésnél. A kisbéri maradvány a legidősebb ismert európai *Perca* vázmaradvány. A fentebb említettek mellett ismertek *Perca* sp-ként és *P. praefluviatilis*-ként leírt otolithok a Mainzi-medence kora-miocén rétegeiből — írja Böhme —, de még nem teljesen tisztázott a Percoidae taxonon belüli rendszertani helyük. A sügérekre (*Perca*) jellemző, hogy élőhelyek szerint specializálódnának. Ma kisebb-nagyobb tavakban és különböző méretű folyókban élnek, a kevert vizekbe is behatolnak mint a Kaszpi- és Aral-tó, valamint a Balti-tenger. Elsősorban zooplanktont, ritkábban zoobentoszt és kisebb halakat fogyasztanak.

5.2 Otolithok

Az első említést érdemlő munka a pannon-tavi otolithokat illetően az osztrák Schubert 1902-es munkája, melyben a Bécsi-medence 'pliocén édesvízi' üledékeiből ismertet otolithok alapján új fajokat. Az *Otolithus* (*Corvina*), *Otolithus* (*Sciaena*?), *Otolithus* (*Umbrina*) megnevezésekkel bevezetett fajok egy kivételével valamennyien a Sciaenidae család (árnyékhalfélék vagy dobolóhalfélék) *Umbrina* neméhez tartoznak. Mivel az *Umbrina* otolithok a cm-es nagyságot is eléri, nem véletlen, hogy éppen ezek kerültek elsőként a kutatók látóterébe (a legelső fosszilis otolithleírás is Sciaenidae

maradvány volt). A kísérőfaunában a *Conger* subglobosa-s szint puhatestűt jelöli meg. Megállapítja, hogy a pontusi formák eltérnek a földközi-tengeri recens formáktól, ezért az új fajok kijelölése indokolt. Kétségtelennek tartja, hogy valamennyi pontusi Sciaenidae forma egy közös tengeri miocén mediterrán őstől ered [von einer marinen miocän-mediterranen Form abstammen]. Fajlistájában (p. 314.) feltünteti a lelőhelyek közötti megoszlást és a legközelebbi rokon formák jellemzőit. A táblázat alapján a következőket állapítja meg: a Sciaenide család tagjai viszonylag elterjedtek a fiatal terciérben az osztrák területeken, a fajok nagy része három lelőhely között oszlik meg: Neudorf, Kienberg és Brunn. (Előbbi kettő középső-miocén, badeni korú, míg az utóbbi pannóniai.) Valamennyi lelőhelyről említésre méltóan sok faj került elő, melyek a mai Adriai- és Földközi-tengerhez hasonló faunát reprezentálnak – írja Schubert. A Földközi-tenger recens faunájával veti össze a maradványokat, s megállapítja, hogy az *U. cirrhosa* és a *Sciaena (Corvina) nigra* előfordul az Adriai-tengerben is. Feltételezi, hogy ehhez a két genushoz tartozik ez a néhány neogén forma, melyek szórványos maradványát képviselik egy sokkal gazdagabb miocén földközi-tengeri faunának. Schubert megállapítása szerint a fajok között csak néhány olyan van, amely a recens földközi-tengeri formákkal közelebbi rokonságban állhat, többségük idősebb fajokkal rokonítható, mint például a németországi középső- és felső-oligocén, valamint alsó-miocén korú üledékek halaival. Az *Otolithus (Sciaenidarum)* aff. *claybornensis* Koken és az *Otolithus (Sciaenidarum)* *subsimilis* az észak-amerikai eocén formáktól alig különböztethetők meg — írja Schubert. Ez utóbbi megállapításának magyarázata valójában az, hogy Schubert ugyan úttörő munkát végzett, figyelmen kívül hagyta azonban azt a tényt, hogy a juvenilis Sciaenidae otolithokat igen nehéz elkülöníteni. A két említett fajt Nolf (1981) revíziós munkájában számos más fajjal együtt törölte a valid fajok közül.

A magyarországi pannóniai üledékek első jelentős magyar nyelvű összefoglalójaként tartjuk számon az ún. Balaton-monográfiát, melyben Lőrenthey leírása szerint a Sciaenidae és Sparidae családba tartozó fogak, garatfogak és otolithok jelentik a pannon-tavi halfauna maradványait (Lőrenthey 1905). Megállapítja, hogy a miocén és pliocén Sciaenidae maradványok Magyarország és Ausztria területén egyaránt elterjedtek. A legtöbb otolith a *Conger triangularis* és a *C. balatonica* szintből került elő, csak egyet említ a *C. rhomboidea* szint egyik fáciéséből. Lőrenthey 3 új fajt nevez el és ábrázol a monográfiában, az *Otolithus (Sciaenidarum)* *pannonicus*-t, az *Otolithus (Sciaenidarum)* *Lóczyi*-t és Schubert tiszteletére az *Otolithus (Sciaenidarum)* *Schuberti*-

t. Lőrenthey 1906-os, Budapest-Kőbánya téglagyári agyagbányáinak faunáit áttekintő akadémiai székfoglalójában a fajlisták végén szerepelteti otolith-határozásait is (Lőrenthey 1902, 1906). A fauna az otolithokat illetően eltér a Balaton-monográfiában közölt adatoktól, Budapest-Kőbányáról az *Otolithus (Sciaena) compactus* Schubert, 1902, *Otolithus (Sciaena) irregularis* Koken, 1884 és *Otolithus (Sciaena) irregularis* var. *angulata* Schubert, 1902 fajokat említi. Eredményeit az 1906-ban megjelenő monográfiájában Schubert szintén közli, az *Otolithus (Sciaenidarum) pannonicus* Lőrenthey fajt az *Ot. (Sciaenidarum) Lóczyi* Lőrenthey fajba sorolja át, s a leírásban juvenilis formaként említi (Schubert 1906). Az összefoglaló részben 'pliocén' kormegjelöléssel Brunn, Leobersdorf ausztriai, S. Xaver bei Agram (Zágráb környéke) horvátországi, és Budapest-Kőbánya, Tihany, Fonyód, Tab, Zalaapáti magyarországi lelőhelyek „congeriás rétegeinek” halfaunáját ismerteti otolithok alapján. A magyar lelőhelyeknél természetesen megjelöli, hogy Lőrenthey gyűjtéséből és az ő általa már publikált anyagról van szó. A Sciaenidae családról írja, hogy a mai Földközi-tenger vizeiben négy képviselőjük él (*Sciaena aquila*, *Corvina nigra*, *Umbrina cirrhosa*, *U. ronchus*) és e család tagjai a 'pliocén' faunának jelentős részét képezték. Már a miocénben jelen voltak, ismertek az „osztrák-magyar”, horvát és olasz 'pliocén' üledékekből.

Lőrenthey egyéb munkáiban (Lőrenthey 1890, 1893a, 1893b, 1894, 1908 stb.) inkább csak említést tesz a halmaradványokról a fajlisták végén. Vitális (1908) is említ egy *Otolithus (Sciaenidarum)* cfr. *Schuberti* Lőrenthey példányt Fehérpartról, Tihanyból.

Schubert 1912-ben magyarul is megjelent publikációja a monarchia magyar vidékeinek 'tercier' otolithjairól készült. E munkában a „congeriás rétegek” legnevezetesebb halainak nevezi a Sciaenidae-féléket, valamint a ma élő folyami sügér (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) egy igen közeli rokonát *Otolithus (Percidarum) öcsensis* n. sp. néven írja le Öcsről. A típuspéldánynak eddig még nem akadtam a nyomára.

Schubert anyagának revízióját Nolf végezte el és adta közre 1981-ben. A Schubert által, otolithok alapján kijelölt 156 fajból csupán 68-at talált fajként azonosíthatónak. A többi kétséges volta, vagy a típus rossz megtartása miatt törlendőként, illetve szinonimaként jelölte meg. A Bécsi-medence miocénjéből leírt 24 Sciaenidae faj egy kivételével az *Umbrina* Cuvier, 1816 genusokhoz tartozik Nolf szerint. A recens kelet-

atlanti és mediterrán faunákban a két genust 6 faj reprezentálja, Schubert számos faja valószínűleg ezekkel javarészt azonos lehet.

A következő említést érdemlő munka az osztrák Weinfurter 1950-ben megjelent részletes tanulmánya. Az általa felső-pannóniainak tartott Bécsi-medencebeli lelőhelyről, a Mödling melletti Eichkogel dombról szárazföldi és édesvízi molluszka faunát egyaránt ismertettek már korábban (Wenz & Edlauer 1942). A változatos törmelékes rétegsor márgarétegéből kerültek elő a hallókövek. Ezeket a rétegeket a szerzők a magyarországi felső-pannóniai édesvízi márgákkal egyezőnek találták (öcsi szint), Papp (1948) ezt a faunát a Bécsi-medence pannóniai rétegeinek H zónájába sorolta, összhangban Wenz és Edlauer (1942) véleményével. Az Eichkogelről származó felső-pannóniai otolith együttes a következő taxonokat tartalmazza: *Esox lucius* Linnaeus, 1758, *Umbra praeekrameri* Weinfurter, 1950, *Leuciscus* sp., *Perca edlaueri* Weinfurter, 1950, *Gobius pretiosus* Prochazka, 1983, *Gobius* cf. *vicinalis* Koken, 1891, *Gobius* sp. Míg az alsó-pannóniai halfaunában (pl. Brunn-Vösendorf) túlnyomórészt tengeri reliktumok fordulnak elő és csak néhány Cyprinidae-t találunk a faunában, addig ez az arány a felső-pannóniaiban fordított: az édesvízi formák dominálnak s a tengeri fauna maradványának csupán a *Gobius* nemzetség tekinthető (egyes fajaik alkalmazkodtak az édesvízi környezethez, a *Gobius vicinalis* Koken és *G. pretiosus* Prochazka fajok ugyanakkor jól ismertek a badeni tengeri rétegekből). Az üledék jellege, az otolithok és a garatfogak megtartási állapota alapján a maradványok betemetődése autochton. Élőhelyük partközeli, iszapos aljzatú, növényekkel dúsan borított lehetett, gazdag molluszka faunával — feltételezi Weinfurter (1954). Kedvenc tartózkodási helye lehetett ez a környezet az *Umbra*-nak és a *Leuciscus*-nak, és alkalmankénti vadászterülete a ragadozó sügérnek és harcsának. *Gobius*-fajokat ritkán találnak ebben az élettérben, inkább a homokos, köves aljzatú élőhelyeket részesítik előnyben. Az *Umbra praeekrameri* (kihalt faj, ma érvényes neve: *Palaeoesox praeekrameri*) és az *U. krameri* Walbaum, 1792 (lápi póc, recens édesvízi faj) estében a juvenilis példányok a geológiai idősebb példányokra hasonlítanak. Ez a fejlődéstörténeti jellegzetesség kétségtávol megnehezíti a határozást, a fajok közötti határok „elmosódtak”. A feltételezett fejlődési sorban a juvenilis formák segítenek kinyomozni, hogy mely irányban kell az őseiket keresni, véli Weinfurter (1954).

Strausz (1942a) közép-dunántúli fajlistáiban Sciaenidae otolithokként említés szintjén szerepelnek csak a halmaradványok, akárcsak Vitális Sopron környéki lelőhelyekről megjelent 1951-es cikkében. A soproni Lenk-féle téglagyár

agyagbányájából Vitális által személyesen gyűjtött példányok valószínűleg azonosak a Magyar Természettudományi Múzeum Őslénytani és Földtani Tárának gyűjteményében nyilvántartott, Vitális hagyatékából származó hallókövekkel. Két páratlan megtartású „genus aff. *Umbirna*” *kokeni* és egy *Umbrina* sp. példányról van szó, melyek a leltári cédula szerint az „alsó réteg”-ből származnak, az irodalomban ennél pontosabb meghatározást találunk, „az alsó kékesszürke homokos agyagból” kerültek elő.

Weinfurter (in Papp & Thenius 1954) az előző fejezetben már tárgyalt munkájában otolithokat is ismertet a brunn-vösendorfi lelőhelyről. A *Clupea trolli* n. sp. kapcsán megemlíti, hogy főként fiatal példányok kerültek elő, az idősebbek meglehetősen ritkák. Rokonságát tekintve közelebbi kapcsolatot inkább a recens *Clupea pontica* Eichwald, 1838 fajjal mutat (mai neve: *Alosa immaculata* Bennett, 1835), semmint a miocén *C. testis* Koken, 1891 fajjal. Leszögezi, hogy ezek az otolithok eddig még csak erről a lelőhelyről ismertek. A Fuchs által 1871-ben közölt, a laaer bergi téglagyár agyagbányájából származó, elveszett Clupeidae lenyomatra hivatkozik az azonos korú, fosszilis rokonságát keresve.

A *Mugil vösendorfensis* Weinfurter, 1954 faj (Mugilidae, Tengeripér-félék) a tárgyalt lelőhelyen túl az Inzersdorf környéki hasonló korú rétegekből is előkerült. Leginkább a recens *Mugil chelo* Cuvier, 1829 [(mai nevén: *Chelon labrosus* (Risso, 1827)] fajjal rokonítható Weinfurter (1954) szerint. A Bécsi-medence miocén üledékeiből is ismertek *Mugil* otolithok, ám a leszármazás kimutatásához a rendelkezésre álló anyag nem elégséges — véli Weinfurter. Nolf átsorolta a fajt a *Liza* nemzetségbe (Nolf, szóbeli közlés).

A Sparidae családot is otolithok képviselik. Weinfurter (1954) két fajt és egy alfajt írt le *Otolithus (Sparidarum) kuhni* n. sp., *Ot. (Sparidarum) kuhni gracilis* n. ssp. és *Ot. (Sparidarum) brunnense* n. sp. néven. A családon belül elég nehézkes az egyes genusok különválasztása. E fajokról azt írja, hogy elég gyakoriak az *Ot. (Sparidarum) brunnense* kivételével, amely sok tekintetben nagy hasonlóságot mutat a *Chrysophrys*, illetve a *Diplodus* fajokkal, fogazatuk feltételezhetően durofág lehetett. Az említett két fajt Brzobohatý & Paně (1985) összefoglaló munkájában már *Morone kuhni* és *Morone kuhni gracilis* néven említi, míg Nolf összevonta a ?*Morone kuehni* név alatt (Nolf, szóbeli közlés).

Az otolithok kapcsán Schubert 1902-es leírásából kiemeli Weinfurter (1954), hogy a brunni lelőhely pannóniai rétegeiből kivétel nélkül Sciaenidae fajok, s általánosságban is a pannon-tavi üledékekből legnagyobb mennyiségben a Sciaenidae család képviselői

kerültek elő. Weinfurter (1954) Schubert és Lörenthey leírásait felhasználva a család négy fajt közli. Az *Otolithus (Sciaenidarum) schuberti* Lörenthey, 1905 fajt, melyet Weinfurter az *Otolithus (Sciaenidarum) subsimilis* Schubert, 1902 fajjal azonosnak tart, de sajnos nem ábrázolta a példányát. Ugyanakkor megjegyzi, hogy ezek a gazdagon díszített külső oldallal bíró kisméretű otolithok mint juvenilis formák bármelyik Sciaenidae genushoz tartozhatnak. Azt is leírja, hogy a Sciaenidae-k a legrégebb óta ismert otolithok a brunn-vösendorfi lelőhelyről, mivel elég gyakoriak és feltűnő megjelenésűek. Jelentős mennyiségű fiatal példány is előkerült, így megállapítható, hogy igen változatos morfológiájú hallókövek.

Weinfurter (1954) a Moronidae családból a *Labrax (Morone) serrata* új fajt írta le otolithjai alapján, amit még a közeli rokonságú Percidae-k közé sorolt.

A Gobiidae családból Weinfurter (1954) két új késő-miocén fajt is közöl. A miocén idősebb tengeri rétegeiből jól ismert *Gobius praetiosus* Proczhazka, 1863 mellett előkerült e faj egy közeli rokonának tekinthető forma is, a *G. dorsorostralis* n. sp. Erről a fajról úgy véli, hogy azonos lehet a badeniből (Enzesfeld lelőhelyéről) ismert alakkal, illetve a szarmatában sem ritka (Wiesen, Hölles), de végleges formáját a pannóniaiban éri el. Strebersdorf rétegeiből is előkerült egy példánya. Ez a faj még nem volt ismeretes korábban a fiatal pannon-tavi rétegekből. Leírja egy nem túl gyakori alfaját is *Gobius dorsorostralis sculpta* néven. A Gadidae családból ismert egy meghatározhatatlan töredéket és egy kisméretű, elliptikus körvonalú új fajt *Otolithus (Gadidarum) ponticum* néven. A badeniből leírt *Otolithus (Gadidarum) minusculus* Schubert, 1906 fajjal rokonítja [a típuspéldány alapján véleményem szerint ez egy juvenilis *Micromesistius cognatus* (Koken, 1891)], de recens összehasonlítást nem végzett, ezért ezt a fajkijelölést még nem tartja eléggé megalapozottnak. Az otolithok megőrződése különböző, sokuk erősen görgetett-koptatott, más részük pedig finom részleteket mutat. Részben szép fényes színűek, részben feketére színezi őket a pirit. A különböző megőrződés semmiféle ökológiai vagy sztratigráfiai vonatkozásban nem értelmezhető, írja Weinfurter (1954). Egyes példányok patológiai elváltozást mutatnak, a hallószerv sérülésének nyomait.

Pană és Pană 1978-ban adta közre Gobiidae és Sciaenidae otolithokon alapuló biosztratigráfiai felosztását, amely a szarmata-meóti határtól a pliocén végéig tartó időszakot öleli fel. Megfigyelései szerint a szarmata-meóti határon történt faunaváltást követően a Gobiidae fajok nagy területen terjedtek el és alkalmazkodva a sótartalom változásához, új fajaik alakultak ki. A Sciaenidae család tagjai elterjedésüket és

specializációjuk idejét tekintve is eltérnek a Gobiidae-félék esetében tapasztaltaknál. A Sciaenidae-félék felvirágzásának kezdetét Pană a pliocén közepére tette. Új fajokat is leírt a pannon-tavi üledékeknél fiatalabb rétegekből (Pană 1977), típusanyaga a Bukaresti Egyetem Őslénytani Laboratóriumában került elhelyezésre, de jelenlegi holléte ismeretlen.

Nolf 1981-ben közölte Schubert fajainak revízióját. Számos fajt törölt, vagy legalább is nem javasolja az elnevezésük használatát, fajként való elkülönítésüket. Sok esetben a típusanyag rossz megtartására hivatkozik. Véleményem szerint, Nolfnak igaza van abban, hogy a fajok esetenként túlságosan szétagoltak, de Nolf azon törekvése, hogy recens genusokba vagy fajokba sorolja a fosszilis fajokat, nem mindig helytálló. Az *Umbrina subcirrhosa* Schubert, 1902 fajt Nolf az *Umbrina cirrhosa* (Linnaeus, 1758) recens fajhoz sorolta át, annak ellenére, hogy a fosszilis anyagban az *U. cirrhosa*-ra jellemző tagolt umbrahoz hasonlót sem találni, sőt egyértelműen lapos a hallókövek dorzális (külső) oldala és eltérés mutatkozik a körvonal alakjában is.

Pană 1982-es publikációjában a Pannon-tó egyik keleti öblének, a Belényesi-medencének a faunáját mutatja be. A terület pannóniai rétegeiből első ízben kerültek elő halmaradványok. A Căbești (magyarul Biharkaba, korábban Kebesd), Răbăgani (Robogány), Rîpa, Sohodol, Stracoș (Isztrákos) lelőhelyeiről származó 105 példányt 17 fajba sorolta, de a fauna még a halfogakkal kiegészítve sem nevezhető teljesnek (főként Gobiidae és Gadidae fogak kerültek elő). A Gobiidae együttes nem csak a *Congerina partschi*-s, hanem az ezzel litosztratigráfiaailag egyező rétegekben is előfordul, s mivel a Gobiidae formák fajon belüli változékonysága jelentős, ezért a hozzájuk köthető paleoichthyológiai zónát egy velük együtt előforduló új faj alapján *Raniceps? pannonicus* zónának nevezte el. A földrajzi elszigetelődés következtében a Gadidae, Triglidae és Trachinidae családok bizonyos képviselőinek evolúciója új, endemikus fajok kialakulásához vezetett a pannóniai során — állapítja meg Pană. Az otolithok többsége a *Congerina partschi*-s rétegekből és az ennek megfelelő rétegtani helyzetű üledékekből származik, melyeket a *Pomatoschistus tenuis* Weiler bentosz faj általános dominanciája jellemez. Azokban a zónákban, ahol a molluszka-együttes csökkentsósvízi jeleget jelez, a *Raniceps? pannonicus* Pană, 1982 faj fordul elő; az édesvízi zónákban pedig a nektonikus halak, melyeket a *Trigla*, a *Trachinus* és a *Colliolus?* (egyébként tengeri) genusok reprezentálnak. A hasonló Gobiidae fajokkal, ragadozó és növényevő halak fogaival bíró üledékeknek bár különböző lito- és biofáciesű területről származnak, egyidejűleg kellett leülepedniük.

A Gobiidae képviselői az idősebb szintekben perzisztensek, de biosztratigráfiai jelentőségük nincs. Valamennyi pannóniai szintben (*Congerina ornithopsis*-os szint, *C. partschi*-s és az ezzel megegyező szintek, *C. subglobosa*-s szint) nagy mennyiségben található meg a *Pomatoschistus tenuis* Weiler hallóköve, mely a *C. partschi*-s szintben társulást alkot az *Acentrogobius roumanus* Pană, 1982, az *Acentrogobius* ex gr. *modestus* (Gaemers et Schwarzhans, 1973) és a *Gobius praetiosus* Procházka, 1893 fajokkal. A *C. partschi*-s szint a domináns Gobiidae család révén a Külső-Kárpátok meőti rétegeivel rokonítható (Pană 1965), eltérésként említhető a nektonikus halak otolithjainak megjelenése a pannóniai üledékekben (*Raniceps? pannonicus* Pană, *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758), *Colliolus ?* sp., *Dentex* sp., *Lepidotrigla* cf. *ringelei* Nolf, 1977, *Trigla asperoides* Schubert, 1906).

A Középső-Paratethys badenijével és a szarmatájával összehasonlítva a tengeri fajok száma sokkal kevesebb a pannóniaiban, véli Pană (1982). A tengeri fajok többsége eltűnik, a túlélők között néhány új, a pannóniaira jellemző faj jelenik meg. A pannóniai halfauna jellege kapcsolatot mutat a középső- és késő-miocénnel, de vannak megkülönböztető jellegzetességei. A Belényesi-medence nagy ellenálló-képességű nektonikus halainak tengeri eredete földrajzi izolációval magyarázható, új, endemikus fajok alakul(hat)tak ki a pannóniai során (Gadidae, Triglidae, Trachidae).

Az otolithok többsége a litorális fáciesből került elő, a medence központi régiójában (Răbăgani községtől ÉK-re) a ragadozó halak fogai vannak túlsúlyban, a fogakat kis lencse alakú szintek tartalmazzák. Az otolithok és csigolyák hiánya (melyek karbonát és kalcium-foszfát alapanyagúak) a mezozoos sziget által lehatárolt süllyedék menti termálvíznek köszönhető. A termálvíz hőjének és kemizmusának hatására a kalcium-foszfát feloldódott, a fogakat azonban a külső zománcréteg megvédte, ezért ezek az egyetlen maradványok a Belényesi-medence középső részéről. A Pannon-medence nyugati és keleti nyúlványaiban horizontálisan és vertikálisan is eltérő halfauna élhetett Pană szerint. Konklúzióját megismétli a Chronostratigraphie und Neostatotypen: Miozän der zentralen Paratethys sorozat pannóniai emeletéről szóló kötetének halfaunáról írt fejezete végén (Brzobohatý & Pană 1985). Véleményük szerint a pannóniai halfauna a Középső-Paratethys többi miocén rétegeinek halfaunájával összevetve kevésbé ismert, a fauna főként csontoshalak otolithjain és fogain alapul, a teljes vázak nagyon ritkák. Brzobohatý és Pană (1985) a régebbi irodalmi adatokat rendszertani revízió nélkül, legfeljebb apró módosításokkal értékelik, és kiegészítik újabb ausztriai, csehországi és romániai otolith-tanulmányokkal (Siebenhirten,

Vösendorf; Hodonín, Mutěnice, Kyjov; Belényesi-medence). Úgy vélik, a pannóniai halfaunája különbözik a szarmatáétól, elszegényedett, és összetételében eltérő eredetű tengeri halak alkotják. A pannóniai tengeri faunát olyan fajok képviselik, amelyek az egész neogénben ellenállóképeseek voltak a brakkvízzel és az édesvízzel szemben (kivéve a Belényesi-medence C-D zónáját, ld. később), vagy olyan taxonok, amelyek néhány faja alkalmazkodott az édesvízhez (Gobiidae, Mugilidae, Sciaenidae, Gadidae, *Morone*). Az édesvízi halak (Cyprinidae, Cyprinodontidae) másodlagos szerepet játszanak. Viszonylag gyakran fordulnak elő halmaradványok a Bécsi-medence E zónájának üledékeiben (Vösendorf, Brunn am Gebirge, Siebenhirten, Hodonín, Mutěnice, Ober-Laa lelőhelyeken), míg az idősebb zónákban halak csak szórványosan fordulnak elő (Kyjov: C, Leobersdorf: B-D). Ezeket a zónákat a Sciaenidae család dominanciája jellemzi, illetve a *Morone* genus jelenléte, míg a Gobiidae és Gadidae fajok ritkák.

Brzobohatý és Paná (1985) véleménye szerint a pannóniai E zóna jellemző faja a *Sciaena angulata* Schubert, 1902, mely a badeni végén éri el virágkorát, s ismert a pontusiból is (Schubert 1906), de a legnagyobb elterjedése a pannóniai E zónában tapasztalható. Ennélfogva a Bécsi-medencében ezt a zónát *Sciaena angulata* Zónának is nevezhetjük. A következő fajokkal együtt fordul elő itt: *Sciaena kokeni* Schubert, *Sciaena? telleri* Schubert, *Umbrina subcirrhosa* Schubert, *Mugil voesendorfensis* Weinfurter, *Morone serrata* Weinfurter, és *M. kuhni* (Weinfurter). Ez a Sciaenidae domináns halfauna túlélőként a pontusiban is előfordul a Duna-medencében, Budapest környékén az F zónában (Lőrenthey 1906, Schubert 1912), míg a Bécsi-medence fiatalabb zónáiban már az édesvízi halak dominálnak (Weinfurter 1950).

Barnabás és Strausz Budafapuszta, Lovászi és Újudvar mellett mélyített fúrások adatai között tesz említést hallókövekről (Barnabás & Strausz 1989).

A götzendorfi homokbányából előkerült otolithok között az elsődlegesen tengeri csoportnak tekinthető Sciaenidae-k gyakoriak, ez derült ki (Brzobohatý 1992) tanulmányából. A harmadidőszak folyamán ez a család gyakori a rövid ideig tartó tengeri elöntés alatt álló kontinentális vizekben és az alacsonyabb sótartalmú izolált medencékben. A stixneusiedli lelőhely üledéke egy diverz halfaunát tartalmaz, benne az *Aphanius* genuszal. Az elsődlegesen tengeri formák alkotta faunát az Atherinidae és a Gobiidae család tagjai egészítik ki, melyek hasonló igényekkel rendelkeznek, mint a Sciaenidae-félék. Az Atherinidae család tagjai szintén felúsztak az édesvizekbe, és

néhány képviselőjük teljesen adaptálódott az édesvízi környezetbe, ezért nem meglepő, hogy ebből a götzendorfihoz hasonló kifejlődésű rétegösszetételből kerültek elő.

A pannóniai és pontusi üledékek elsődlegesen tengeri eredetű halfaunája az utolsó, nagyfokú alkalmazkodóképességgel jellemezhető maradványa a Középső-Paratethys eurihalin halfaunájának, a fauna endemikus részét képezi. Különösen a gyakori Sciaenidae jelez egy még nem teljesen kiédesedett medencét a pannóniai végéhez hasonló feltételekkel. Ezen kívül a stixneusiedli anyagban a Cyprinodontidae-félék is előfordulnak. Az *Aphanius* genus egyes fajai benépesítik a mai Földközi- és Vörös-tenger, valamint az Arab-öböl partmenti vizeit, továbbá Észak-Afrika, az Arab-félsziget, Törökország és Irán vizeiben is előfordulnak. Ezek a fajok a víz kemizmusának jelentős változásait is képesek elviselni. Brzobohatý saját eredményei és az irodalmi adatok feldolgozása alapján a Mediterráneum és a transzeurópai bioprovincia peremi részeire vonatkozóan szoros egyezést talált a miocén és pliocén elterjedési területek között. A götzendorfi késő-miocén fauna tengeri reliktum, mely fokozatosan adaptálódott a csökkentsős, illetve teljesen kiédesült környezetbe.

Schwarzahns 1993-as munkájában a Sciaenidae családba tartozó otolithokat mutatja be, az összehasonlító morfológiai elemzés szolgálatában számos ábrázolással kiegészítve. Célja egy használható adatbázis létrehozása volt, emellett jelentős rendszertani értékelést is végzett. Schwarzahns áttekintette Nyugat-Európától Észak-Amerikán, Japánon át Ausztráliáig Koken, Schubert, Dante, Pfeil és Nolf gyűjteményének Sciaenidae anyagát — Románia volt az egyetlen nagyobb terület, melynek gyűjtéseit nem érte el. Schwarzahns véleménye szerint közel 100 Sciaenidae faj létezik, ennek jó, ha a felét érvényesnek lehet tekinteni. Románia területéről sok faj elégtelenül került kijelölésre, főként juvenilis példányok alapján. Ezek feltehetőleg számos, a Paratethys északi részéről jól ismert fajt reprezentálnak, egyelőre „kétséges fajoknak” (doubtful species) tekintendők. A fosszilis Sciaenidae otolithokról mindent lehet állítani, csak azt nem, hogy jól ismertek lennének — írja Schwarzahns, majd hozzáteszi, hogy reményei szerint az elkövetkező 10-20 évben jó néhány új fosszilis Sciaenidae faj kerül leírásra. A gyűjteményi anyagok feldolgozásával is született néhány új fosszilis faj, s három új fosszilis genust is leírt: a *Trewasciaena*-t, a *Frizzellithus*-t és a *Xenolithus*-t. A recens anyagban is javasol revíziót, de természetesen nem kizárólagosan az otolithok morfológiája alapján.

Schwarzahns (1993) úgy ítéli, a témával foglalkozó kutatók (Koken, Schubert, Posthumus, Weiler és Pană) a kevés diagnosztikus bélyeggel bíró juvenilis példányok új

fajként történő leírásával alaposan széttagolták a fosszilis fajokat. Munkásságuk több ízben újrvizsgálásra került (Nolf 1981, 1985; Schwarzhans 1993), s a szigorú revíziót nem sok faj „élte túl”. Noha érvényes nevekről van szó, ez a széttagolás számos taxonómiai problémát okoz. Sok esetben a juvenilis példányok egyszerűen nem mutatnak elegendő diagnosztikus bélyeget, mégis 32 új Sciaenidae fajt írtak le Lengyelország, Csehország, Szlovákia, Ausztria, Románia és Azerbajdzsán területéről összesen. A Lőrenthey (1905) által közölt három új fajt Schwarzhans (1993) is kétséges fajoknak tekinti, s bár érvényes névvel bírnak, nem javasolja a további használatukat. Nolf (1981) és Schwarzhans (1993) próbálkozásainak ellenére sem teljes még a felülvizsgálata ezeknek a bizonytalan fajoknak, annál is inkább, mivel Schwarzhans (1993) Nolf (1981) revízióját sok esetben túl merevnek tartja. Az *Umbrina subcirrhosa* Schubert, 1902 fajt például Schwarzhans érvényesnek tekinti és megkülönbözteti az *U. cirrhosa*-tól, amellyel Nolf (1981) korábban összevonta. A *Otolithus (Sciaena) irregularis* var. *angulata* Schubert, 1902 és az *Otolithus (Sciaena?) telleri* Schubert, 1902 fajokat Schwarzhans (1993) a típusok revíziója után a *Trewasciaena kokeni* (Schubert, 1902) fajba sorolja át, míg Nolf (1981) törölte mindkettőt, és a *Trewasciaena* fosszilis genus kijelölést sem fogadja el. Az ő álláspontja szerint ezt „genus aff. *Umbrina*” néven kell nevezni egészen addig, amíg biztosak nem lehetünk abban, hogy ez új genus (szóbeli közlés).

Schwarzhans (1993) értékelésében olvashatjuk, hogy a Paratethysben élő Sciaenidae-félék jelentősen adaptálódtak a part menti homokos és csökkentsósvízi környezethez. A badeni mélytengeri agyagos üledékekből hiányoznak, akárcsak a teljesen édesvíziekből. Endemikus fajok nem ismertek biztosan a késő-miocén–kora-pliocén során, amikor is a Paratethys teljesen izolálódott, habár néhány endemikus faj feltételezhetően megbújik a sok kétséges ’juvenilis’ faj között, melyeket Oroszország és Románia területéről írtak le. Endemizmus ugyanakkor jól ismert a Gadidae (*Gadiculus*), a Gobiidae és a Clupeidae családokból. Az utóbbi két túlélő család képviselői ismertek a Kaszpi-tó és a Fekete-tenger északi részének folyótorkolataiból. A Bécsi-medence középső- és késő-miocénjéből a következő fajokat említi: *Umbrina subcirrhosa*, *Umbrina cirrhosoides*, *Trewasciaena kokeni*. Ugyanezeket a fajokat a biztosan érvényesnek tekinthető fajok listájában is feltünteti (Schwarzhans 1993, 15. o.). Hozzáteszi, hogy feltehetőleg sokkal tágabb előfordulással rendelkeznek a neogén Paratethys területén, és hogy a Paratethys déli és keleti részén előforduló kétséges fajok is minden bizonnyal ezek valamelyikéhez sorolhatók.

Az előző alfejezetben említett ausztriai kora-pannóniai (B zóna) lelőhely, Mataschen halmaradványai mellett otolithok is előkerültek az agyagbányából, melyeket Brzobohatý határozott meg (in Schultz 2004) *Umbrina subcirrhosa*, *Umbrina* cf. *cirrosa*, *Umbrina* aff. *cirrhosoides*, *Trewasciaena kokeni* és *Trewasciaena* aff. *kokeni* fajokként. E Sciaenidae hallóköveket Brzobohatý is jellemző pannóniai brakkvízi formákként értékelte.

Pipík és munkatársai (Pipík et al. 2004) a szlovák Studienka (Szentistvánkút) lelőhelyéről pannóniai korú (E zóna) halmaradványok (fogak, csontok, pikkelyek és otolithok) szórványadatait közölték. A különböző növénymaradványok, gerinctelenek és gerincesek maradványai egy agyagosabb szintből kerültek elő, innen származnak a hallókövek is. Megállapításuk szerint az otolithok a legfontosabbak a halmaradványok között, a vízi környezetről adnak paleobiológiai információkat. Négy genust tudtak elkülöníteni, és két magasabb kategóriába sorolták a többi otolithot: *Atherina* sp., *Gobius* sp., *Solea* sp., *Sciaena* sp., Sciaenidae gen. et spec. indet., Acanthopterygii gen. et spec. indet.

Jelentős megállapítás Kováč et al. 2006 megjelent munkájában, hogy a pannóniai közepén, a C–D zónákban, valamint az E zónában a sótartalom viszonylagos növekedése tapasztalható legalább a Pannon-tó peremterületein a Keleti-Paratethys-szel való újbóli összeköttetés következtében. A pannóniai medencerendszer üledékgyűjtőinek összeköttetésére bizonyítékul a Belényesi-medencéből leírt „*Raniceps*” *pannonicus* faj Duna-medencebeli előfordulását citálja (Kováč et al. 2006).

Böhme in Cziczzer et al. 2009) a Száki Formációból a kisbéri vázmaradványon túl egy adult Sciaenidae otolithot is publikált Tatáról. Morfológiailag leginkább a recens *Umbrina cirrosa*-hoz hasonlít, így *Umbrina* aff. *cirrosa* (Linnaeus, 1758) névvel közölte.

A tágtűrésű Percoidae-k és Sciaenidae-k jelenléte a Száki Formációban egyértelműen brakkvízi körülményeket jelez egy feltehetően megosztott ökológiai niche-sel a zooplanktont fogyasztó *Perca* és a zoobentoszt fogyasztó *Umbrina* között.

5.3 Pannon-tavinak vélt maradványok rétegtani helyzetének tisztázása

A rendszertanra összpontosító feldolgozások minél régebbiek, annál kevesebb koradatot tartalmaznak, esetenként ugyan közlik az ősmaradványt tartalmazó réteg

kőzettani jellemzőit, helyenként a kísérőfaunáját is, melyből következtetni tudunk az üledék korára, de számos esetben nincs erre lehetőség. Ebbe a fejezetbe gyűjtöttem azokat az irodalmi adatokat, amelyekről később kiderült, hogy vagy szarmata, vagy fiatalabb üledékekből kerültek elő.

Steindachner 1859-es munkájában a hernalsi agyagbánya kéesszürke agyagjából ismertette a következő fajokat, melyeket később Koch (1904a) mint a Pannon-tó halfaunájának elemeit említi: *Clinus gracilis* n. sp., *Sphyræna viennensis* Steindachner, *Caranx carangopsis* Heckel, *Scorpaenopterus siluridens* Steindachner. További új fajokat közölt ugyanerről a lelőhelyről Steindachner egy másik munkájában (Steindachner 1860a): *Clupea elongata* n. sp., *Clupea melettaeformis* n. sp., *Gobius viennensis* n. sp., *Gobius elatus* n. sp., *Gobius oblongus* n. sp. „Hernalsi agyag” [Hernalser Tegel] összefoglaló néven ma szarmata korú üledékeket ismer a szakirodalom (pl. Harzhauser & Piller 2004), Koch véleménye ellenére ezeket az adatokat kihagytam az elemzésből.

A horvátországi késő-miocén halmaradványos rétegek gazdag faunájával több neves kutató is foglalkozott. Ezekből a rétegekből írt le új fajt Kner 1863-ban *Brosmius susedanus* néven (Podsused, Zágráb), illetve Steindachnerrel közösen *Morrhua aeglefinoides* néven (Podsused, Zágráb) (Kner & Steindachner 1863). 1884-ben Gorjanović-Kramberger Podsused, Dolje, Vrabče, Sveta Nedelja késő-miocén (szarmata) korú lelőhelyeiről újabb fajokat közölt: *Clupea (Meletta) doljeana* n. sp., *Clupea Vukotinovici* n. sp., *Morrhua macropterygia* n. sp., *Morrhua lanceolata* n. sp., *Brosmius elongatus* n. sp., *Brosmius fuchsianus* n. sp., *Brosmius Strossmayeri* n. sp., *Rhombus Bassanianus* n. sp., *Rhombus parvulus* n. sp., *Clupea heterocerca* n. sp., *Clupea Maceki* n. sp., illetve szarmata üledékekből már ismert fajok maradványait említette munkájában, melyek egy részét a podsusedi lelőhelyről írták le (*Brosmius susedanus* Kner 1863, *Clupea arcuata* Kner 1863, *Morrhua aeglefinoides* Kner et Steindachner 1863), másik részét pedig a hernalsi agyagbányából (*Clupea elongata* Steindachner 1860 és a *Clupea melettaeformis* Steindachner 1860). A Medvednica hegység miocén üledékeinek legfrissebb kutatási eredményei alapján ezek a halak a szarmata és pannóniai határán lerakódott átmeneti laminált márgarétegekből kerülhettek elő (Vrsaljko 1999), rétegtani helyzetük ennél pontosabban azonban nem meghatározható.

A fiatalabb rétegekből származó halmaradványok között Gorjanović-Kramberger Sibinj melletti „paludinás rétegek”-ből ábrázolt otolithját említem először, amelyet

Schubert 1906-os munkájában az *Otolithus (Sciaenidarum) subsimilis* Schubert, 1902 fajhoz sorolt. A típuspéldány alapján véleményem szerint egy juvenilis Sciaenidae hallókörről lehet szó.

Koch 1904-es munkájában (Koch 1904a) közölt adatokat a čereviči „paludinás rétegek” édesvízi halfaunájáról: csigolyák és főként fogmaradványok alapján egy kihalt *Esox* fajt és egy *Barbus* fajt azonosított. Továbbá, a Münster által 1842-ben leírt dévényújfalui *Capitodus* garatfogaihoz hasonló fogakat is talált. Schultz 2004-ben a *Capitodus dubius* Münster, 1842 fajt *Balistes muensteri* nomen novumként írja le, szinonimlistájában a Koch által hivatkozott ábra is szerepel. A „paludinás rétegekből” ismeretett eredmények nem kerültek bele az elemzésbe.

A tatarosi (Brusturi, Románia) „tercier homokból” gyűjtött halmaradványt a Heckel (1849) határozta meg és írta le *Pimelodus sadleri* néven. A réteg kora késő-miocén, Lambrecht 1916-os munkájában csak a madármaradványoknak adja meg a korát, melyek az "aszfaltbánya aszfalt-alatti pannóniai" rétegeiből származnak. Magyar Imre szerint nagy a valószínűsége, hogy a halmaradványok is pannóniai üledékből kerültek elő, így ezt az adatot felhasználtam az értékeléskor.

Steindachner (1860b) a hernalsi maradványok mellett Radoboj (Horvátország) mellől írt le egy tőhalfélét *Syngnathus helmsii* n. sp. néven.

Steindachner 1863-as munkájában egy új Gadidae fajt írt le *Morrhua szagadatensis* néven az erdélyi Szakadat (Săcădate, Oltszakadát) késő-miocén korú lelőhelyéről, ahol a mai ismereteink szerint a Pannon-tó üledékeit találjuk a felszínen (Magyar I. szóbeli közlés).

Kihagytam az elemzésből a Böhm által 1942-ben Tállyáról publikált *Alosa sculptata* (Weiler, 1920) példányt, mely feltehetően idősebb, szarmata rétegből származhat (Magyar I. szóbeli közlés).

5.4 Irodalmi adatok rövid összefoglalása

Összesen 47 pannon-tavi halmaradvánnyal foglalkozó publikáció 179 hallókö, 51 fog, 76 halmaradvány (izolált és artikulált) és 5 pikkely említését tekintettem át és használtam fel. Az 1. táblázatban a lelőhelyek betűrend szerinti sorrendjében tüntettem fel az irodalmi adatokat. A 2. táblázat az 5.3 fejezet szarmata, illetve pliocén édesvízi lelőhelyekről származó adatait tartalmazza. A táblázatok számai darabszámot

jelentenek. Kurzívval szedve szerepelnek azok az adatok, ahol nem adott meg a szerző darabszámot, ezért minden egyes leírást egynek vettem. Ugyanígy jártam el a statisztikai kiértékelések esetében is. Összesen 694 db hallókő, 247 db fog, 139 db izolált csont és 18 db vázmaradvány képezte a statisztikai elemzés szakirodalmi adatait. (Az alapadatokat a 2. és 3. melléklet tartalmazza.)

lelőhely	otolith	fog	csont- váz	izolált csont	irodalom
Balatonfűzfő	1	1			Makádi & Szónoki 1991
Bátaszék			1	1	Lennert et al. 1999
Belényesi-medence lelőhelyei (Románia)	21	4			Pană 1982
Beočin (Szerbia)		6	4	21	Gorjanović-Kramberger 1884, Koch 1902, Koch 1904
Bicske		1			Kretzoi 1952
Brunn (Ausztria)	9	1			Münster 1842, Schubert 1902
Brusturi (Tataros, Románia)			1		Heckel 1849
Budapest-Kőbánya	12	2		1	Lőrenthey 1906
Budapest-Rákos	2	1	3	2	Gorjanović-Kramberger-1902, Lőrenthey 1906, Leidenfrost 1916
Fonyód	6	1			Lőrenthey 1905, Schubert 1906
Inzersdorf (Bécs, Ausztria)			3	2	Heckel 1851, Fuchs 1871, Toula 1905
Kisbér			1		Cziczser et al. 2009
Kőtcse úrilak	12				Müller & Magyar 1992
Laaer Berge (Bécs, Ausztria)			1		Fuchs 1871
Leobersdorf (Bécs, Ausztria)	5				Schubert 1906
Leopoldsdorf (Bécs, Ausztria)				2	Toula 1905
Londžica (Horvátország)				1	Gorjanović-Kramberger 1899
Mataschen (Ausztria)	13	113	1	11	Schultz 2004
Matzleinsdorf (Bécs, Ausztria)			1		Fuchs 1871
Moosbrunn (Ausztria)				1	Stur 1867 (Stur 1867)
Nagymányok				1	Lőrenthey 1894
Öcs	1				Schubert 1912
Pápa		1			Strausz 1942
Pestszentlőrinc	1	1			Lőrenthey 1905
Pincehely	1				Strausz 1942
Piuszpuszta (Fertőrákos)		1			Vitális 1951
Săcădate (Románia)			1		Steindachner 1863
Siebenhirten (Bécs, Ausztria)	5	1	1	13	Brzobohatý & Pană 1985, Toula 1905
Soceni (Szócsán, Románia)	1				Lőrenthey 1903
Sopron, balfi úti feltárások	1			3	Vitális 1951

lelőhely	otolith	fog	csontváz	izolált csont	irodalom
Sopron, Lenk-féle téglagyár agyagbányája	3			1	Vitális 1951
Sopron, nagytóalmi fürdőtelep		1			Vitális 1951
Studienka (Szentistvánkút, Szlovákia)	6				Pipík et al. 2004
Szekszárd		1		1	Lőrenthey 1893
Szuhakálló			1		Gaudant 1989
Tab	15				Lőrenthey 1905, Schubert 1906, Strausz 1942
Tata	1				Cziczér 2009
Tihany, Fehérpart	8	4			Lőrenthey 1905, Lőrenthey 1908, Vit-08
Tihany, Gödrös		1			Lőrenthey 1905
Tinnye	1	1			Hantken 1859, Schubert 1912
Vösendorf (Ausztria)	18	14		3	Böhme 2002, Weinfurter 1954, Toula 1905
Zalaapáti	1				Lőrenthey 1905
fúrési adatok	otolith	fog	csontváz	izolált csont	irodalom
Baja-1 437,2-1313,1 m	1				Sümeghy 1939
Budafapuszta-1 954-1600 m				1	Sümeghy 1939
Budafapuszta-2 1046,8-1050 m	1				Sümeghy 1939
Budafapuszta-2 1185-1188 m				1	Barnabás & Strausz 1989
Budafapuszta-2 1454-1455 m	1				Sümeghy 1939
Budafapuszta-2 951-956,5 m				1	Sümeghy 1939
Budafapuszta-7 1309,5-13114 m				1	Barnabás & Strausz 1989
Budafapuszta-7 1540 m				1	Barnabás & Strausz 1989
Budafapuszta-67 997 m	1				Barnabás & Strausz 1989
Budafapuszta-97 530-536 m	1				Barnabás & Strausz 1989
Budafapuszta-101 1071-1077 m				1	Barnabás & Strausz 1989
Budafapuszta-120 1205-1211 m				1	Barnabás & Strausz 1989
Budafapuszta-122 1184,5-1185,5 m				1	Barnabás & Strausz 1989
Görgeteg-1 512,5-513,5 m	1				Sümeghy 1939
Görgeteg-1 595,1-596,5 m	1				Sümeghy 1939
Görgeteg-2 1410-1416 m				1	Barnabás & Strausz 1989
Lovászi-21 1405 m	1				Barnabás & Strausz 1989
Lovászi-35 1430 m	1				Barnabás & Strausz 1989
Lovászi-51/b 978-983,5 m	1				Barnabás & Strausz 1989
Lovászi-52 1485,5-1491 m	1				Barnabás & Strausz 1989

fúrási adatok	otolith	fog	csontváz	izolált csont	irodalom
Lovászi-58 1455-1459,5 m	1				Barnabás & Strausz 1989
Lovászi-72 1587-1593,5 m	1				Barnabás & Strausz 1989
Lovászi-86 1202-1208 m	1				Barnabás & Strausz 1989
Lovászi-92 1496-1502 m	1				Barnabás & Strausz 1989
Magyarszentmiklós-2 2086,8-2092,7 m				1	Barnabás & Strausz 1989
Újfalu-2 1295,5-1300 m				1	Barnabás & Strausz 1989
Újudvar-1 1560-1565 m				1	Barnabás & Strausz 1989
Újudvar-1 2185,5-2190 m	1				Barnabás & Strausz 1989
Újudvar-4 1418-1423,5 m				1	Barnabás & Strausz 1989
Újudvar-4 1669-1674 m				1	Barnabás & Strausz 1989
Tisztaberek-1 721,6-965 m		1			Sümegehy 1939
Tisztaberek-1 965-1360 m		1			Sümegehy 1939
édesvízi rétegek:	otolith	fog	csontváz	izolált csont	
Eichkogel (Mödling, Ausztria)	6	1		3	Weinfurter 1950, Thenius 1952
Götzendorf (Ausztria)	475	89		70	Brzobohatý 1992, Gaudant 1994, Böhme 2002
Rudabánya, Ruda-hegy			1		Gaudant 1989
Stixneusiedl (Ausztria)	69				Brzobohatý 1992

1. táblázat – A szakirodalomban szereplő felszíni feltárásokból és fúrásokból előkerült halmaradványok listája. A számok példányszámot jelentenek, dőlttel szerepelnek az irodalomban darabszám nélkül közölt maradványok.

	otolith	fog	csontváz	izolált csont	
Dolje (Horvátország)				1	Gorjanović-Kramberger 1884
Podsused (Horvátország)			5		Kner 1863, Kner & Steindachner 1863, Gorjanović-Kramberger 1884
Radoboj (Horvátország)			1		Gorjanović-Kramberger 1884
Sveta Nedelja (Horvátország)			2		Gorjanović-Kramberger 1884
Vrabče (Horvátország)			4		Gorjanović-Kramberger 1884
Čerević, „paludinás rétegek” (Szerbia)		7		1	Koch 1904
Sibinj, "paludinás rétegek" (Horvátország)	1				Gorjanović-Kramberger 1891

2. táblázat – Szarmata és pliocén korú maradványok lelőhely szerinti listája.

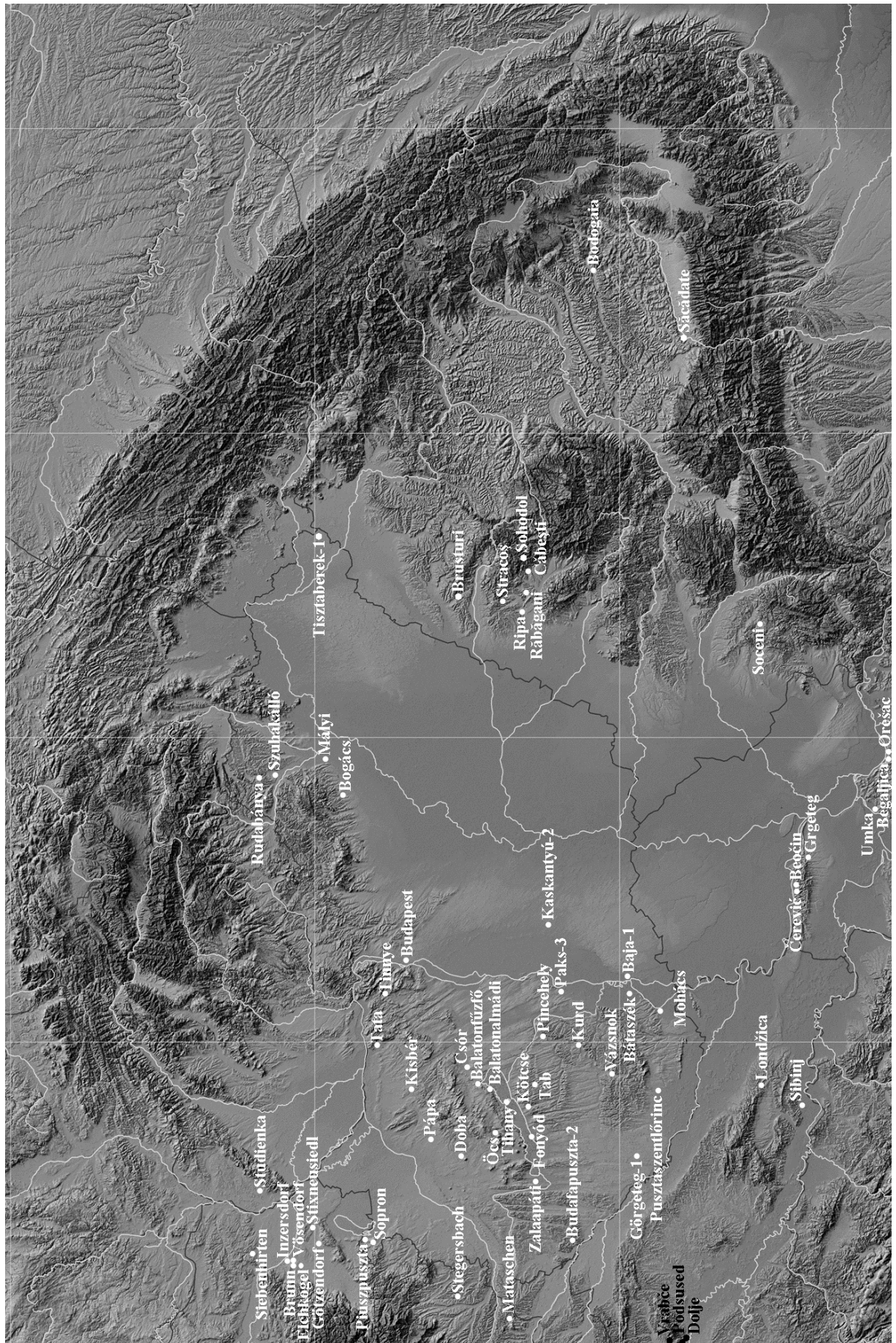
6. A lelőhelyek földrajzi elhelyezkedése és rétegtani helyzete

A lelőhelyek korának megállapításához Harzhauser et al. (2004) és Magyar (2010) rétegtani beosztásaira és kronológiai táblázataira támaszkodtam. A régi szakirodalomban szereplő rétegtani megjelöléseket is ezeknek a kereteiben próbáltam értelmezni, a kísérőfauna alapján millió éveket becsülni (7. ábra). A dolgozatban említésre kerülő lelőhelyek földrajzi elhelyezkedése a 2. ábrán látható.

A Bécestől délkeletre, Brunn–Vösendorf–Inzersdorf térségében feltárt ősmaradványos agyagok [Brunnerschichten] megkülönböztetésére (Hörnes 1851) használta elsőként a „congeriás rétegek” elnevezést. E háromszögön belül fekszenek (vagy feküdtek valaha) Laaer Berg, Leopoldsdorf, Matzleinsdorf, Hennersdorf és Siebenhirten téglavetői is. Az említett lelőhelyeken a Pannon-tó szublitorális környezetben lerakódott agyagos kőzetlisztjét bányászták, melyben durvább szemű üledékek (homokok) viharüledékként jelentek meg (Harzhauser & Mandic 2004). Vösendorf — itt került kijelölésre a pannóniai emelet holosztatotípusa (Papp 1985a) —, Hennersdorf és Inzersdorf emlősfajuk alapján az MN9 zóna közepével, a hennersdorfi szelvény paleomágneses értelmezés alapján a C5n polaritás kronnal korrelálható (Lantos in Magyar et al. 2007). Kisebb korbeli különbségek az egyes feltárások között a Bécsi-medencében használatos puhatestű-zonáció alapján feltételezhetők (Papp 1951). A C/D zónába sorolt Leobersdorf korát így 10,7 millió, a D/E zónába sorolt Inzensdorf és Vösendorf korát 10,5 millió, az E zónába sorolt Hennersdorf, Laaer Berg, Matzleinsdorf, és Siebenhirten korát 10,3 millió évesnek becsüljük.

A Bécsi-medence további késő-miocén hallelőhelyei fiatalabbak, és már részben vagy teljesen fluvio-lakusztikus környezetet reprezentálnak a tavi agyagra települő folyóvízi homokokkal és – Eichkogel esetében – édesvízi mészkővel. Stixneusiedl és Götzendorf közel egykorúak lehetnek (MN9 vége, 9,8 millió év, illetve MN10 eleje, 9,5 millió év; Rögl et al. 1993; Harzhauser et al. 2004; Bernor et al. 2003). A közeli Moosbrunn puhatestű faunáját Papp (1951) az F/G vagy a G zónába sorolta, kora így 9 millió év lehet. Eichkogel jóval fiatalabb (H zóna, MN11 vége, kb. 8,2 millió év; Harzhauser et al. 2004).

2. ábra (40. o.) – A dolgozatban említett lelőhelyek földrajzi elhelyezkedése a Kárpát-medencében. Feketével kiemelve a feltételezhetően szarmata korú halmaradványok lelőhelyei.



A Bécsi-medence szlovákiai részében a Studienka (Szentistvánkút) melletti felfelé finomodó, homokos-agyagos szelvény faunája egyaránt tartalmaz csökkentsósvízi és édesvízi formákat (zöld algákat, ostracodákat, puhatestűeket). A szedimentológiai jegyek alapján nyugodt ülepedési környezetre lehet következtetni, bár a puhatestű vázak többségükben sérültek. A vegyes összetételű fauna már átmenetet jelez a fluviális környezet felé (Pipík et al. 2004). Az E zóna felső részébe sorolt feltárás korát 10,1 millió évnél becsüljük.

A Stájer-medencében található matascheni agyagbánya közel 30 méteres rétegsorát vékonyrétegzett szürkészöld aleurit, aleuritos agyag, és márgás agyag alkotja. A halmaradványokon túl kételtűek és hüllők maradványai is előkerültek a lelőhelyről.

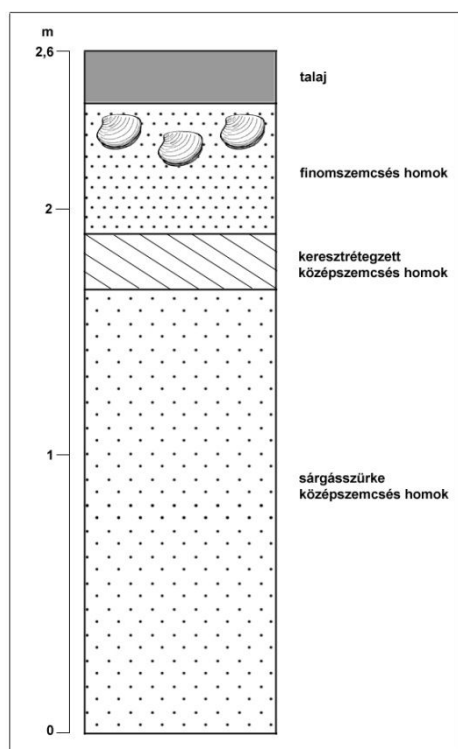
Növénymaradványai közül az in situ betemetődött fatörzsmaradványokat kell kiemelni, melyek partközeli, mocsaras környezetre utalnak (Gross et al. 2011). Puhatestű faunája alapján a kora-pannóniai *Congeria ornithopsis* zónába tartozik, mely a bécsi-medencei B zónával korrelálható (Harzhauser 2004), így a feltárás korát 11,5 millió évnél becsüljük.

Stegersbach (magyar nevén Szentelek) Mataschentől északra, már Burgenlandban fekszik. A stegersbachi képződmények a „középső-pannóniai” E zónába tartoznak (Sauerzopf 1952) szerint, azaz a *Lymnocardium conjungens* zóna felső részébe (Magyar 2010), koruk így 10 millió év körül lehet.

A Sopron környéki partközeli kifejlődések jó megtartású ősmaradványokat őriznek. Piuszpuszta *Melanopsis* vázakban gazdag kavicsos homokja faunája alapján a tinnyeihez hasonló, és a *Congeria ornithopsis* zónába tartozik (kb. 11,5 millió éves). A soproni nagytóalmi fürdőtelep árkában világosszürke homokra települ a valószínűleg azonos korú *Melanopsis*-os kavicsos homok (Vitális 1951). A Soprontól délre fekvő pannóniai képződmények ettől eltérő litológiát mutatnak: a balfi úti feltárás homokos agyagja vöröses, míg a soproni téglagyárak agyagbányájában szürke agyagot fejtettek, amelyek mind a Pannon-tó szublitorális zónájában ülepedhettek le. Az agyakok normál mágneses polaritást mutatnak, valószínűleg a C5n zónával korrelálhatók. A zónajelző *Lymnocardium soproniense* jelenléte alapján kb. 10 millió éve képződhettek (Magyar et al. 2007).

A Pannon-tó üledékeinek kibúvási végigkísérik a Dunántúli-középhegység északi lejtőinek vonalát. Kisbéren és Tatán a téglagyári fejtők agyagos kőzetlisztet tárnak fel, amely a tó szublitorális zónájában rakódott le (Müller et al. 2007). Ezek a rétegek a *Lymnocardium soproniense* és *Spiniferites paradoxus* biozónákba tartoznak,

mágnésrétegtani vizsgálatok alapján koruk 9,1 illetve 9,2 millió évre becsülhető, leülepedésük a tó legnagyobb területi kiterjedésével közel egyidőben zajlott (Cziczer et al. 2009).



3. ábra – A dobai szelvény.

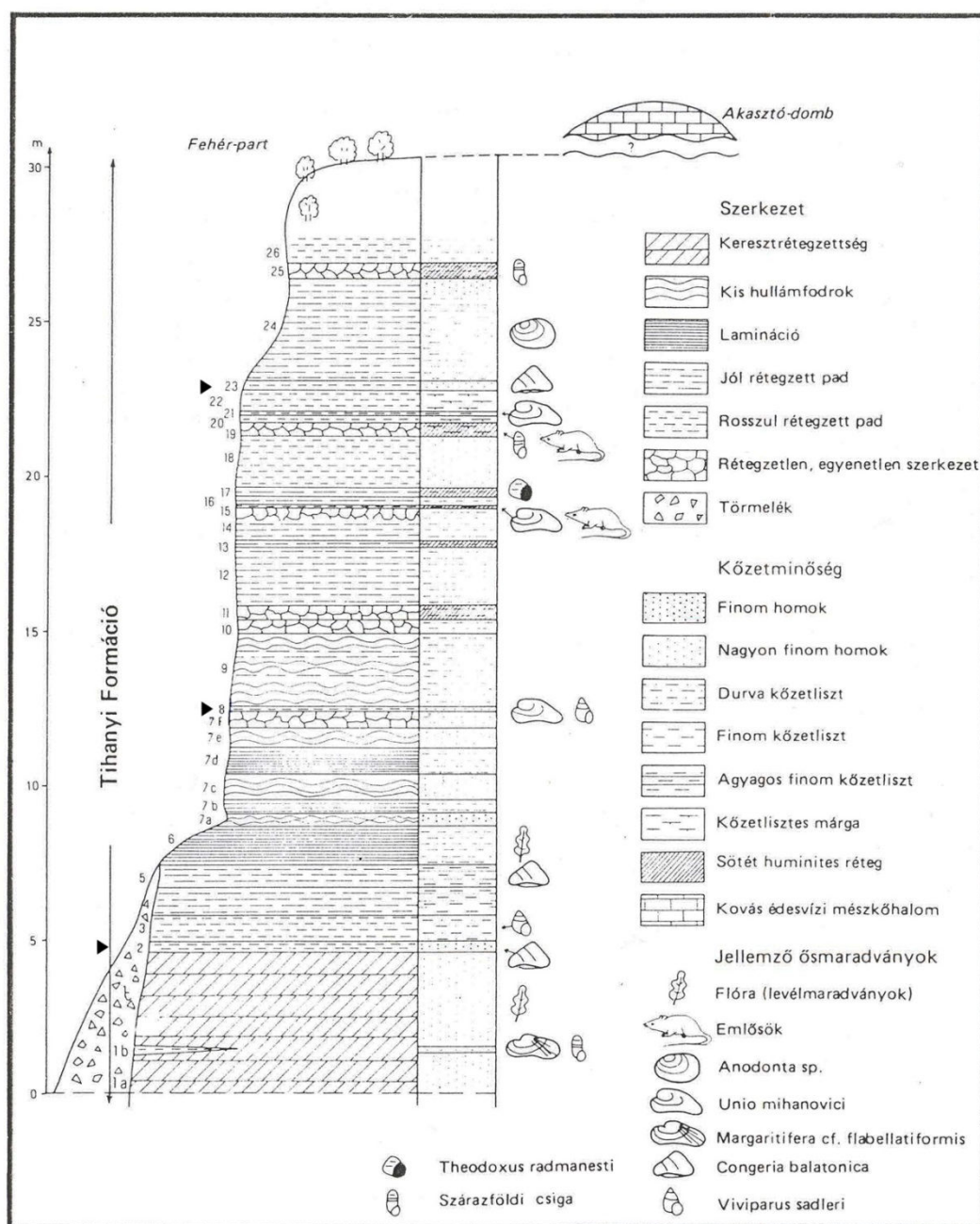
Az egyik leggazdagabb hallókölelőhely, Doba, és a pápai Bárócz-domb (Strausz 1942a) az előbbiekkal egykorú homokos, litorális kifejlődést képviselnek (*Lymnocardium ponticum* zóna, 9,2 millió év, 3. ábra).

A Balaton környéki lelőhelyek a Pannon-tó litorális üledékeit tárják fel. Ezek közül a tihanyi Fehérpart rétegsorát (4. ábra) ismerjük a legrészletesebben (Sztanó et al. 2013). A rétegsort uralkodóan finomhomokos és kőzetlisztes üledékek alkotják, vékony molluszkahéj-törmelékes és szenes agyagos közbetelepülésekkel tarkítva. A szelvény alsó szakaszának kereszttrétegzett homokja csendes, áramló közegben rakódhatott le, melyre egy intenzívebb áramlási környezetben lerakódó héjtörmelékes homok következik.

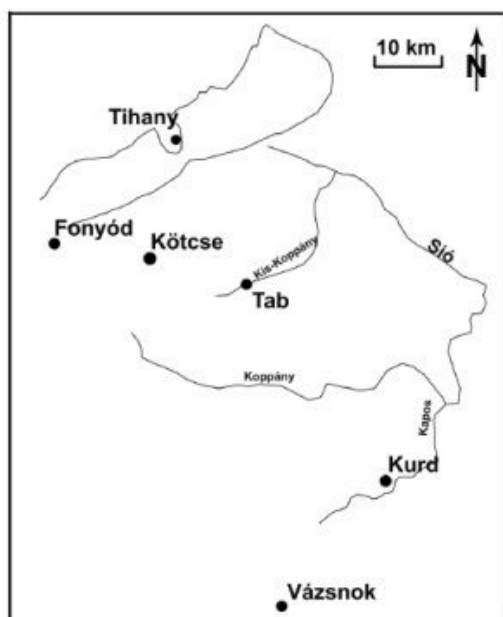
A Sztanó et al. (2013) által megfigyelt fáciesegyüttesben felfelé haladva a molluszkás homokra szerkezetmentes aleurit települ, erre keresztlemezes majd finom- és aprószemcsés homok, végül vastag lencsésen települő kereszttrétegzett homok következik. A fáciesegyüttest édesvízi puhatestűeket tartalmazó huminites és tarkaagyagok zárják. Ez az üledékciklus többször ismétlődik a rétegsorban, az egyre sekélyebbé váló tavi környezet partmenti mocsárba megy át. A ciklusok ismétlődő előntésre és a brakkvízi környezet időleges helyreállására utalnak. A rétegsor a *Lymnocardium decorum* puhatestű zónába és az MN 11 emlőszónába tartozik, nagyrészt normál polaritást mutat, a fedő vulkanitok kora 7,9 millió év (Wijbrans et al. 2007), mindezek alapján kora 8-8,3 millió évre tehető (Sztanó et al. 2013).

A fehérparti kifejlődéshez hasonló, azzal egykorú (8,1–8,3 millió éves) összletet találunk Tihany-Gödrös, Balatonfüzfő és Balatonalmádi mellett (Sztanó et al. 2013; Katona L., szóbeli közlés). Valamivel fiatalabbak lehetnek a Fonyódnál és (valaha) Zalaapátinál feltárt rétegek (8,0 millió év; Stoliczka 1862, Lőrenthey 1905).

A Bakony északi oldalán, az öcsi szelvényben csökkentsósvízi és szárazföldi-édesvízi biofáciesek váltakoznak, utóbbiak dominanciájával. Lőrenthey (1905) és Halaváts (1902) szerint azonos korú a nagyvázsonyi, budapesti, balatonkenesei és fonyódi rétegekkel, Weinfurter (1950) pedig az eichkogeli üledékekkel rokonítja. A környezetében található kifejlődések alapján azonban a *Lymnocardium ponticum* biozónába tartozik, kora így kicsit idősebb, mint a fenti lelőhelyeké, 8,8 millió év körül lehet. Tipikus litorális rétegsort tárt fel a 8-as autót Csórt elkerülő szakaszának bevágása. Ennek faunája az öcsihez hasonló korú lehet, mintegy 8,9 millió év.



4. ábra – A fehérparti szelvény (Müller et Szónoky 1988).



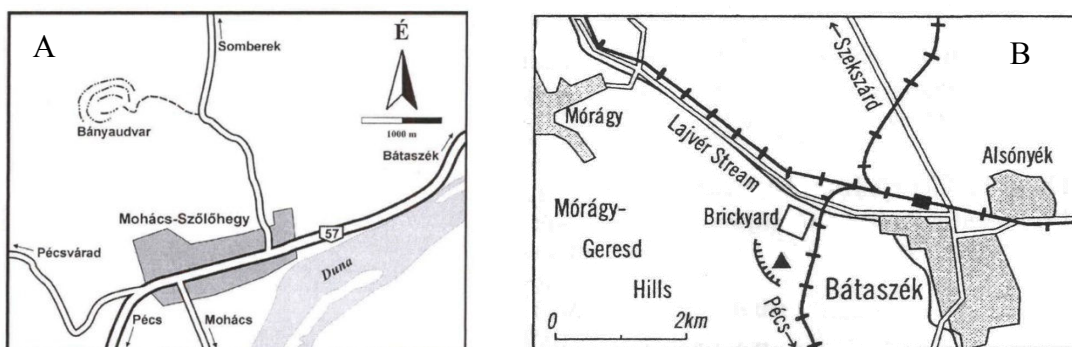
5. ábra – A dél-dunántúli lelőhelyek földrajzi elhelyezkedése (Horváth 2008 nyomán).

A Balatontól délre fekvő lelőhelyek (5. ábra) rétegsorai litológiai felépítés szempontjából hasonlóak a tihanyihoz (a Tihanyi Formációba tartoznak), de koruk fiatalabb annál. A terület litorális üledékeinek rétegtani tagolására Müller és Magyar (1992) dolgozott ki javaslatot a *Prosodacnomya* kagyló morfológiai fejlődése alapján. A Kötcsé-120 lelőhely így a *P. carbonifera* zónába (kb. 7,7 millió év), a Kötcsé úrilaki (vagy tabi úti) és kurdi feltárások a *P. dainellii* zónába (7,3 millió év), Tab agyagbányájának aleuritós és homokos rétegei a *P. vutskitsi* zónába (kb. 6 millió év) tartoznak. A váznoki homokbányából származó hallókövek egy össze-

mosott lumasellából származnak, melyben *P. dainellii* fordul elő (Horváth 2008), tehát ennek kora is 7,3 millió év körüli. A pincehelyi feltárás puhatestű anyagából (Strausz 1942) nem egyértelmű, hogy a *P. dainellii* vagy a *P. vutskitsi* zónába tartozik-e, ezért feltételezett korát a zónahatárhoz igazítottuk (7 millió év).

A bátaszéki téglagyári fejtés és a mohácsi (sombereki) Korsós-bánya (6. ábra) rétegsorát nagyrészt finomszemcsés homok-közbetelepüléses szürkéssárga agyag és kékeszürke aleurolit teszi ki. Ezek a Pannon-tó szublitorális zónájában ülepedtek le, a homokos rétegek összemosott litorális faunájukkal viharok alkalmával halmozódhattak át a medencébe (Lennert et al. 1999, Magyar & Cziczser 2007).

Molluszka faunájuk a szekszárdi és okrugljaki faunákkal áll a legközelebbi rokonságban, a *Congerina rhomboidea* zónába tartozik. Egy bemosott bátaszéki *Prosodacnomya* példány alapján valószínűleg a litorális *P. dainellii* zóna aljával párhuzamosítható, kora így 7,5 millió év. A Bátaszék környéki fúrások (Bsz-25, -37, -46) a felszíni feltárásnál kicsit idősebb, rendre 7,6, 7,6, 7,8 millió évesnek becsült rétegekből szolgáltatottak halmaradványokat.



6. ábra – A sombereki (A) és bátaszéki (B) agyagbányák elhelyezkedése (Magyar & Cziczér 2007, Lennert et al. 1999).

Az egykori klasszikus szekszárdi lelőhely (Lőrenthey 1893a) ma már nem elérhető. Leírása és gyűjteményekben megőrzött faunája alapján a Pannon-tó litorális üledékeit tárta fel, és a *Prosodacnomya vutskitsi* zónába tartozott. Ennek alapján kora 6,5 millió év körül lehet.

A Budapest környéki, tinnyei, kőbányai, rákosi, pestszentlőrinci agyagbányák puhatestű faunáját és mikrofossziliáit Lőrenthey munkáiból részletesen ismerhetjük (Lőrenthey 1902, 1906, 1912). A tinnyei feltárás a *Congerina ornithopsis* zónába (kb. 11,5 millió év), a rákosi, kőbányai és szentlőrinci feltárások a *Lymnocardium decorum* zónába tartoznak, de ez utóbbiak a felsorolás szerinti rendben egyre fiatalabbak az általános délkeleti rétegdőlés következtében. Modern rétegtani feldolgozást a kőbányai szelvényre Magyar et al. (2006) publikáltak. Véleményük szerint a rétegsor a *Congerina praerhomboidea* zónába tartozik, magnetosztatigráfiai vizsgálataik alapján korát 8,2 millió év körülire becsülték. Rákos kicsit idősebb (8,5 millió), Pestszentlőrinc kicsit fiatalabb (8,1 millió éves) lehet.

Észak-Magyarország legjobban tanulmányozott pannóniai lelőhelye Rudabánya. A rétegsor a Pannon-tó partvidékéhez kapcsolódó mocsarakban képződött, a puhatestű fauna nem tartalmaz csökkentsósvízi elemeket. A gerinces fauna alapján a lelőhely az MN9 zóna felső részébe tartozik, kora 9,9-10 millió év lehet (Bernor et al. 2003). A Bükk délkeleti előterében felszínre bukkanó pannóniai rétegeket tár fel a mályi téglagyár agyagbányája. A rétegzetlen agyagmárga aleurit tartalma felfelé növekszik, majd homokos aleuritba megy át, fedője sárgásfehér keresztrétegzett homok. Faunája alapján a Dunántúli-középhegység északnyugati előterében felszínre bukkanó szublitorális képződményekkel párhuzamosítható (Cziczér et al. 2008), a soproni téglagyári faunákkal lényegében megegyezik, azokkal közel egyidős (9,8 millió éves).

A szublitórális üledékek zónája a Bükk délkeleti előterében Mályitól nyugat felé egészen Sályig húzódik, ezért feltételezzük, hogy a bogácsi lelet is ebből a zónából került elő, bár ez valójában idősebb, az ostorosi kifejlődéshez (Jankovich 1969) hasonló rétegekből is származhat.

Romániából elsősorban az Alföld keleti pereméről, kisebb számban az Erdélyi-medencéből vannak lelőhelyeink. A Nagyváradtól északkeletre fekvő Brusturi (Tataros) litorális pannóniai rétegei a *Lymnocardium ponticum* zónába tartoznak, valószínűleg annak alsó részébe (Strausz 1942b, Magyar 2010), koruk így 9,6 millió év körül lehet. A Belényesi-medence lelőhelyei Căbești (Biharkaba), Răbăgani (Robogány), Rîpa, Sohodol és Stracoș (Isztrákos) pannóniai rétegeit Pană Papp zónabeosztását használva a C és D zónába sorolta a *Congerina partschi* jelenléte alapján (Pană 1982), korukat így – a Bécsi-medence analógiája alapján – 10,7 millió évnél feltételezzük. A bánsági Soceni (Szócsán) klasszikus sekélyvízi puhatestű-lelőhelynek számít (Lörenthey 1903, Jekelius 1944). Papp (1985b) szerint a Bécsi-medence C és részben D zónájával korrelálható, ezért korát 10,7 millió év körülinek tekintjük.

Az Erdélyi-medencében fekvő Bodogaia (Alsóboldogfalva) szublitórális vagy mélyvízi agyagjának korát csak becsülni tudjuk. Az aránylag közeli korondi agyagot Sütőné (személyes közlés) a *Spiniferites bentorii oblongus* zónába sorolta. Ennek 11,0 millió éves korát feltételezzük a halmaradványos lelőhelyre is. Az Olt mentén, Nagyszebentől délkeletre fekszik Săcădate (Szakadat, Oltszakadat) kéesszürke agyagjának feltárása (Koch 1876, Lörenthey 1893b). A szarmata üledékekre települő pannóniai rétegek korát 11 millió évesnek becsüljük.

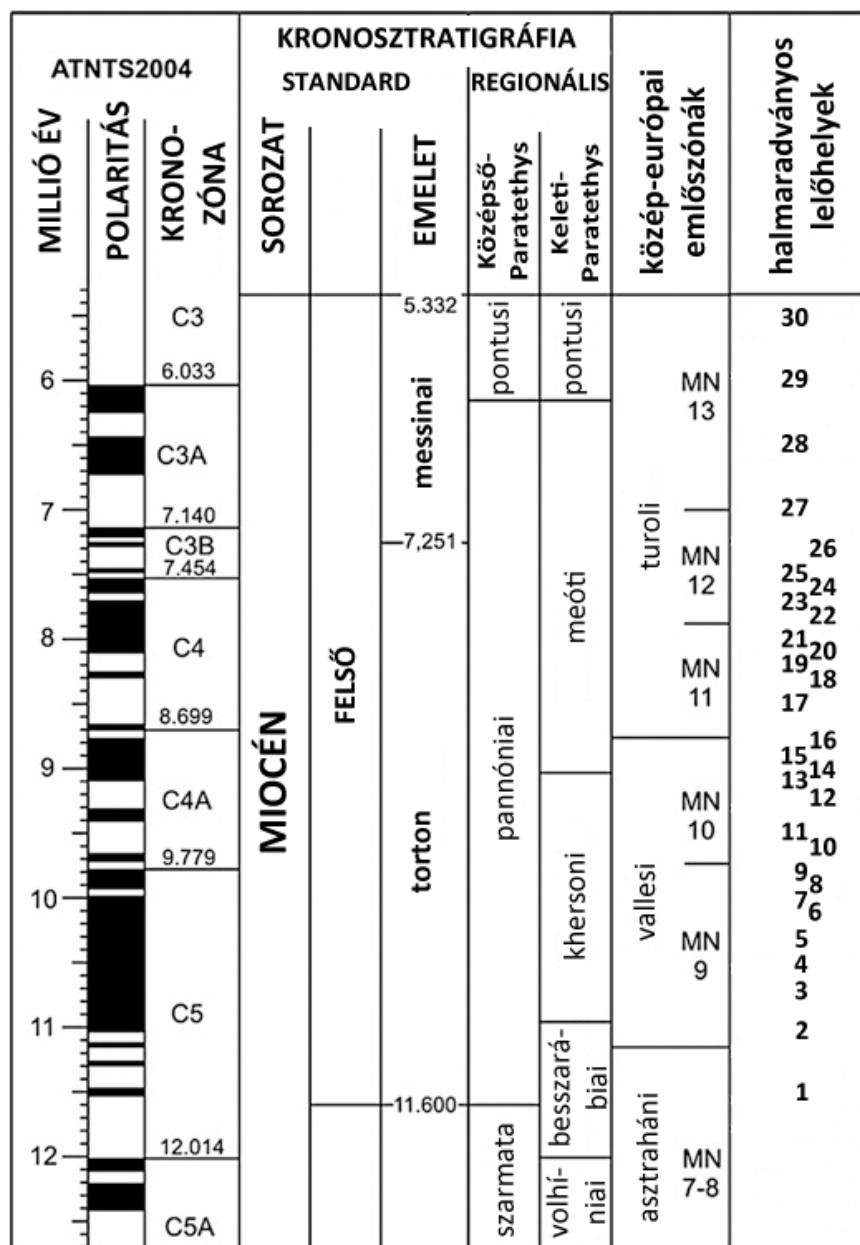
Szerbia két térségéből kerülnek említésre a dolgozatban halmaradványos pannóniai üledékek. A Fruska Gorából és a Belgrádtól délre eső területekről. A Fruska Gora északi lejtőin nagy kiterjedésben ismertek a pannon-tavi lemezes fehér márgák és a rájuk települő vastag sárgásfehér márgák és márgás agyagok. A beočini (Beocsin) cementgyárban feltáruló rétegek képviselik a márgás medence típusú pannóniai fácies sztratotípusát (Rundić & Dulić 2011). A rétegsor a *Congerina banatica* puhatestű zónába tartozik, modern mágnésrétegtani feldolgozás szerint a C5n normál és C5r fordított polaritás zónákkal korrelálható, kora így 10 és 11,6 millió év közé esik (ter Borgh et al. 2013). Ebben a dolgozatban 10,5 millió éves korról számolunk.

A hegység déli, délkeleti előterében sokkal fiatalabb pannóniai rétegek bukkannak a felszínre. Ezeket néhány korábbi irodalomban már a „paludinás rétegek” közé sorolták, de faunájuk nyilvánvalóan tartalmaz csökkentsósvízi elemeket is, így joggal tekinthetők

pannon-tavi üledékeknek (Stevanovic 1990a). A grgetegi (Görgeteg) faunában előforduló *Prosodacnomya vodopici* alapján ezek az üledékek a dél-dunántúli *Prosodacnomya vutskitsi*-s faunáknál is fiatalabbak, esetükben a pliocén kor sem kizárható. A dolgozatban 5,5 millió éves korral számolok.

A másik, pannóniai képződményeiről nevezetes térség Belgrádtól délre fekszik, a Duna és a Száva folyók mentén. A Duna mellett, az Orešac és Udovice közötti feltárásokban fossziliákban gazdag, jól osztályozott, finomszemcsés homok települ a szürkés-kék agyagra, átmeneti agyagos homokrétegekkel (Jovanovic et al. 2010). A rétegsor a Pannon-tó litorális zónájában képződött, és zömmel a *Lymnocardium decorum* zónába tartozik (Jovanović et al. 2010), de a legfiatalabb rétegekben már *Prosodacnomya* is előfordul (Stevanović 1990b), ezért az összlet korát 8,1 millió évesnek becsülhetjük. Ennél jóval idősebbek Begaljica és Umka sekélyvízi, partközeli képződésű pannóniai rétegei. Pavlović (1928) faunalistája alapján előbbi kora 10,0 millió év, utóbbié 9,5 millió év körül lehet.

Horvátországból a szlavóniai Londžica szerepel az adatbázisomban. A beočinihez hasonló szublitorális vagy mélyvízi fehér márgában a halmaradványok egyebek között *Congerina banatica* és *Valenciennius reussi* társaságában kerültek elő (Gorjanović-Kramberger 1899), ezért a lelőhely korát 9,5 és 10 millió év közé tehetjük (kb. 9,8 millió év).



7. ábra – A pannóniai üledékeket feltáró lelőhelyek kora (Harzhauser & Piller 2007).

1: Mataschen, Piuszpuszta, Sopron, nagytóalmi fürdőtelep, Tinnye; 2: Bodogaia, Săcădate; 3: Belényesi-medence lelőhelyei (Cabesti, Rabagani, Ripa, Sohodol, Stracos), Beočin, Leobersdorf, Soceni; 4: Brunn am Gebirge, Inzersdorf, Vösendorf; 5: Hennersdorf, Laaer Berg, Leopoldsdorf, Matzleinsdorf, Siebenhirten; 6: Studienka; 7: Begaljica, Sopron, balfi úti feltárások, Sopron, Lenk-féle téglagyár agyagbányája, Stegersbach; 8: Rudabánya; 9: Bogács, Londžica, Mályi, Stixneusiedl; 10: Brusturi; 11: Götzendorf, Umka; 12: Doba, Pápa, Tata; 13: Kisbér; 14: Moosbrunn; 15: Csór; 16: Öcs; 17: Budapest-Rákos; 18: Tihany, Gödrös; 19: Budapest-Kőbánya, Eichkogel (Mödling); 20: Balatonalmádi, Balatonfűzfő, Oresac, Pestszentlőrinc, Tihany, Fehérpart; 21: Fonyód, Zalaapáti; 22: Bátaszék-46; 23: Kötcsé-120; 24: Bátaszék-37; 25: Bátaszék, téglagyár agyagbányája, Mohács (Somberek), Korsós-bánya, Paks-3; 26: Kaskantyú-2, Kötcsé – úrilak, Kurd, Vázsnok; 27: Pincehely; 28: Szekszárd; 29: Tab; 30:

Grgeteg

7. A pannon-tavi otolithok vizsgálata

7.1 Anyag és módszerek

Munkám során a Pannon-tó halfossziliái közül az otolithokat tanulmányoztam, melyek különböző forrásokból származtak. Az otolithok vizsgálatát az ELTE Őslénytani Tanszékének gyűjteményében őrzött, feltehetőleg Lőrenthey-féle példányokon kezdtem. Magyar Imre és Müller Pál, valamint Horváth Janina és Cziczser István korábbi gyűjtéseiből származó otolithok, és a tőlük kapott iszapolási maradékokból általam kinyert példányok képezik az otolithvizsgálatok alapját. A Bakonyi Természettudományi Múzeum munkatársa, Katona Lajos volt szíves rendelkezésemre bocsátani iszapolási célra a 2009-ben általa Doba mellett gyűjtött 300 kg pannóniai üledéket. Ebből a mintából származik az otolithok közel kétharmada (173 db). Katona Lajostól kaptam továbbá egy példányt és iszapolási maradékot Balatonfüzfőről, illetve az összehasonlításához badeni korú otolithokat Várpalotáról. A balatonfüzfői mintából, mely közel 50 kg üledékből származott, nem kerültek elő további hallókövek. A mintavételi helyek kora és szelvényei a 6. fejezetben találhatók, a lelőhelyek földrajzi elhelyezkedése a 2. ábrán látható.

A Magyar Földtani és Geofizikai Intézet gyűjteményében (leltározatlan példány, 591/8-as szekrény) és a Magyar Természettudományi Múzeum otolithanyagában (M.57.1081, V.63.2009) négy-négy pannóniai korú hallókövet találtam. Lehetőségem nyílt a belgrádi Természettudományi Múzeum (Prirodnjački Muzej, Beograd; leltári számok: 677, 1752, 1753/1, 1753/2, 1754/1, 1754/2, 1754/3, 3487, 5726) késő-miocén korú anyagát is megvizsgálni, illetve a Schubert által kijelölt típusokat tanulmányozni Bécsben az Osztrák Földtani Intézetben (Geologische Bundesanstalt, Wien).

A kiszárított, majd csapvízbe áztatott üledéket 0,25 mm-es szitán iszapoltam. Az iszapolási maradékokból sztereomikroszkóp segítségével válogattam ki a hallóköveket. Általánosságban a vizsgált otolithok megtartása eltérő, közepes vagy jó, attól függően, hogy homokos vagy agyagos üledékből került elő. A hallókövekről EOS 400D típusú fényképezőgéppel sztereomikroszkópos és makrofelvételek készültek.

Sajnos, Ioana Pană anyaga eddig még nem került elő a Bukaresti Egyetem Paleontológiai Laboratóriumának gyűjteményéből, ahogy Weinfurter típusanyagának is csak egy része található meg a grazi, eggenburgi és klagenfurti gyűjteményekben, de a dolgozat témáját érintő példányok történetesen nem.

Összesítve 20 hazai és 7 külföldi lelőhelyről, továbbá 5 fúrásból 320 otolithot vizsgáltam. A vizsgálati anyag mennyiségi aránytalansága jól tükrözi, hogy ezek a feltűnő, szabad szemmel is észrevehető, nagyméretű otolithok nem kerültek el a más területeken dolgozó kutatók figyelmét sem, a milliméteres nagyságrendűek azonban az izapolási eljárás áldozatául estek, ennél fogva a mintavételezés pontatlan, torzított képet ad egy-egy lelőhely faunájáról.

A Pannon-tavi halak esetében nem tudtam követni a gerincesek esetében általában használt mennyiségvizsgálati módszereket, ezért az otolithok, fogak, csontvázak és csontok esetében egy példányt egy egyednek tekintettem. Így a mennyiségi adatok csak tájékoztató jellegűek.

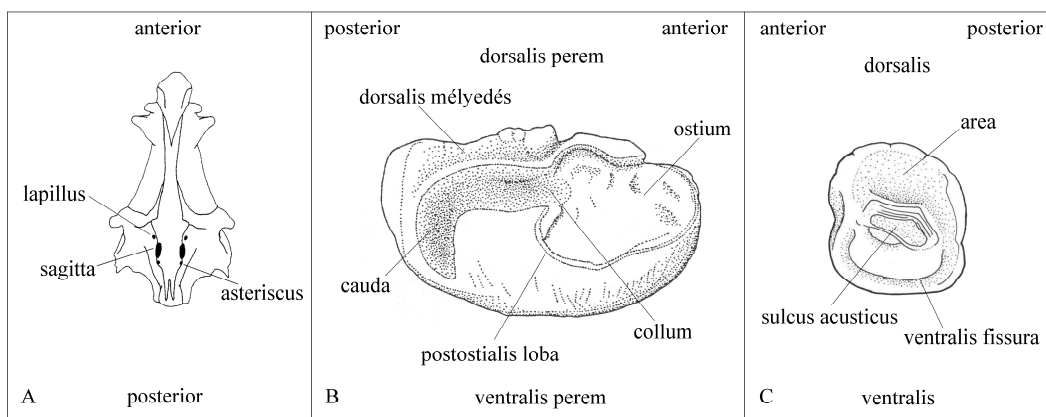
Az adatok feldolgozását a hagyományos statisztikai kiértékelésen túl a PAST program segítségével végeztem. Klaszteranalízist, főkomponens elemzést (PCA), nem metrikus többdimenziós skálázást (NMDS) és korrespondencia elemzést (COA) alkalmaztam.

Az előzetes geokémiai elemzésekhez és az évgűrűvizsgálatokhoz Araldit kétkomponensű műgyantába ágyazott példányokon orientált csiszolat készült. A katódlumineszcens vizsgálatok egy Nikon Eclipse E600 mikroszkópra szerelt Reliotron típusú (ún. hidegkatódos) berendezéssel készültek az MTA Geokémiai Kutatóintézetében. A Raman-spektroszkópos vizsgálatok az ELTE TTK Raman-Spektroszkópai Laboratóriumában történtek.

7.2 Rendszertani leírások

Az otolithok rendszerezése a halak rendszertanán alapul. Az otolithok alakja fajspecifikus, határozásra a három pár otolith közül a legnagyobb méretű, az ún. saccularis otolith vagy sagitta a legalkalmasabb. A fosszilis otolithok nemzetségeit — amikor csak lehetséges — recens rokonságuk alapján jelölik ki. A kihalt nemzetségek esetében körültekintő vizsgálatokra van szükség mielőtt bevezetik az új taxont. A rendszertani leíráshoz Nolf (1985) monográfiáját vettem alapul, a bizonytalan rendszertani helyzetű formáknál az általa javasolt elnevezést használtam, mivel ma már nem használatos a megkülönböztető *Otolithus* előtag (annál is inkább, mivel egy genust is így neveztek el). A modern otolithkutatók álláspontja az, hogy az otolithok elnevezését összhangba kell hozni a halak rendszertanával. Ennek a törekvésnek az

eredménye, hogy a bizonytalan rendszertani helyzetű fajokat nem új fosszilis nemzetségbe sorolják, hanem a „genus aff. *érvényes genusnév*” vagy az „adott család nemzetsége” (pl. „genus *Gobiidarum*”) jelöléssel nevezik el, amíg nem tisztázott, hogy milyen fokú a rokonság a recens taxonokkal (Nolf 1985). A többi esetben a névírás és a szinonímlista formátuma (Matthews 1973) és (Bengtson 1988) állásfoglalását követi.



8. ábra – A hallókövek alaktani bélyegei. A) Az otolithok elhelyezkedése a koponyában, dorsalis nézetben. sagitta = saccularis, lapillus=utricularis, asteriscus=lagenalis otolith. B) Sciaenidae és C) Gobiidae otolithok belső oldalának morfológiája (Nolf 1985 és Schwarzhans 1993 nyomán).

A hallókövek legfontosabb morfológiai bélyegeit az 8. ábra mutatja. A 1. B) és C) ábrákon a sagitta ventralis nézetben, vagyis elhelyezkedés szerint a hal testében befelé néző oldala látható, mivel ez hordozza a diagnosztikus bélyegeket. Határozáskor elsősorban a körvonal alakja, az ostium és a cauda alkotta sulcus acusticus lefutása, tagolódása, mélysége, a sulcus feletti area és a ventralis fissura megléte vagy hiánya a fő bélyeg. További támpont az otolith ventralis pereme felőli nézet, vagyis az oldalak domborúsága, illetve homorúsága. A külső oldal rendszerint változatos morfológiájú, ezért bélyegei ritkán döntőek a határozásban.

Superclassis Osteichthyes Huxley, 1880

Classis Actinopterygii Cope, 1887

Ordo Gadiformes Goodrich, 1909

Familia Gadidae Rafinesque, 1810

„genus Gadidarum” *ponticum* Weinfurter, 1954

11. ábra, c

- 1954 *Otolithus (Gadidarum) ponticum* n. sp. – Weinfurter, p. 39, pl. 6, figs 47,48
v 2010 „genus Gadidarum” *ponticum* Weinfurter, 1954 – Jovanović et al., p. 73, pl. 2, fig. 5
v 2012 Gadidae indet. – Bosnakoff & Katona, p. 139, pl. I, fig 10, non fig. 9

Anyag. Doba: 1, Orešac: 1, Begaljica (Ripanj): 1

Leírás. 6-10 mm-es példányok. Az otolithok körvonala megnyúlt ellipszoid. Az anterodorsalis és a posterodorsalis rész közel egyforma magas. A háti és hasi peremek finoman csipkézettek. A külső oldal domborulata hosszanti irányban hátrafelé kismértékben emelkedik, a belső oldal lapos. A széles sulcus acusticus az otolith középvonalában fut, ventralis irányban enyhén meghajlik, eléri a peremeket. A collum (ami a caudát az ostiummal összeköti) sekély. A ventralis perem mentén a belső és a külső oldalon egyaránt végigfut a peremekkel párhuzamosan a ventralis fissura, a belső oldalon határozottabban bemélyed.

Megjegyzés. A példányok koptatottak, töredékesek. Az eredeti ábrázolás nem mutat minden részletet, de a leírás alapján a példányaim jól azonosíthatók ezzel a fajjal.
Előfordulás/Elterjedés. Ismert még a Bécsi-medencéből (Vösendorf, innen került leírásra).

Genus *Gadiculus* Guichenot, 1850

Gadiculus cf. *argenteus* Guichenot, 1850

11. ábra d

- 1905 *Ot. (Macrurus) ellipticus* n. sp. – Schubert, p. 622, pl. XVI, figs. 31–33
1905: *Ot. (Macrurus) excisus* n. sp. – Schubert, p. 623
1906: *Ot. (Macrurus) ellipticus* Schubert – Bassoli, p. 39, pl. I, figs 17–18
1942: *Macrurus ellipticus* Schubert – Weiler, p. 96, pl. 5, figs 39, 41, 45–48, 50, 51
1950: *Macrurus ellipticus* Schubert, 1905 – Weiler, p. 242, pl. 5, figs 32, 34, 35
1966: *Macrurus ellipticus* Schubert – Śmigielska, p. 244, pl. XV, figs 5–7
1970: *Glyptorhynchus communis* (Procházka, 1893) – Robba, p. 123, pl. 11, fig. 5
1971: *Macrurus communis* (Procházka, 1894) – Gaemers, p. 245, pl. I, fig. 12, pl. IV, fig. 4
1973: *Macrurus communis* (Procházka, 1893) – Holec, p. 402, pl. III, figs 4–9
1976: *Gadiculus ellipticus* (Schubert, 1905) – Gaemers, p. 513., pl. V, fig. 6, pl. VII, figs 3, 4

- 1977: *Gadiculus argenteus* Guichenot, 1850 – Nolf, pl. IV, figs 1–6
 1978: *Gadiculus communis* (Procházka) – Brzobohatý, p. 164, pl. 1, fig. 5
 1978: *Gadiculus ellipticus* (Schubert) – Brzobohatý, p. 164, pl. 1, fig. 7
 1979: *Gadiculus argenteus* Guichenot, 1850 – Steurbaut, p. 64, pl. 5, fig. 12–16
 1981: *Gadiculus argenteus* Guichenot, 1850 – Nolf, p. 151
 1983: *Gadiculus argenteus* Guichenot, 1850 – Nolf & Steurbaut, p. 164, pl. 3, fig. 36
 1989: *Gadiculus argenteus* Guichenot, 1850 – Nolf & Cappetta, pl. 11, figs 4–6
 1994: *Gadiculus argenteus* Guichenot, 1850 – Brzobohatý, pl. 3, fig. 6
 2006 *Gadiculus ellipticus* (Schubert, 1905) – Bosnakoff, p. 23, pl. IV, figs 1, 2
 v 2012 Gadidae indet. – Bosnakoff & Katona, p. 139, pl. I, fig. 9, non fig. 10

Anyag. Doba: 5

Leírás. 4-5 mm-es példányok. Az otolithok körvonala szem alakú, az anterodorsalis rész szélesebb a posterodorsalisnál. A posterior perem kicsúcsosodik. A peremek díszítettek, nem csipkézettek, inkább karéjosak, a karéjakat elválasztó hasítékok mélyen benyúlnak az otolith ventralis felszínére. A sulcus medialis helyzetben. Ostiumra és caudara tagolódik, melyek közel azonos méretűek, közöttük egy feleakkora méretű sekély collum, colliculumaik (az ostium és a cauda egy-egy „dombocskája”) laposak, a sulcusba simulnak. A külső oldal domborulata hosszanti irányban hátrafelé kismértékben emelkedik, a belső oldal lapos. A ventralis vonal jól kivehető az otolith teljes hosszában végigfut a ventralis perem mentén.

Megjegyzés. A *Gadiculus argenteus* recens faj kizárólag tengeri környezetben, viszonylag nagyobb mélységben (100–1000 m) fordul elő, nehezen illeszthető be a pannon-tavi környezetbe. A szinonímlistából kitűnik, hogy egy fosszilis anyagból jól ismert forma került átsorolásra a recens fajba.

Előfordulás/Elterjedés. A *Gadiculus argenteus* Európa különféle rétegeiből ismert az oligocéntől a pleisztocénig.

Gadidae indet.

- ? 1954 *Otolithus (Gadidarum) ponticum* n. sp. – Weinfurter, p. 39, Taf. 6, Figs 47,48
 ?v 2010 „genus Gadidarum” *ponticum* Weinfurter, 1954 – Jovanović et al., p. 73, Pl. 2, Fig. 5
 v 2011 Gadidae indet. – Bosnakoff, p. 59

Anyag. Bodogaia: 1

Leírás. Rossz megtartású, töredékes, kisméretű példány, további azonosítása nem lehetséges.

Ordo Perciformes Bleeker, 1859

Familia Moronidae Fowler, 1907

Morone kühni (Weinfurter, 1954)

11. ábra, a, b

- ? 1954 *Otolithus (Sparidarum) kühni* n. sp. n. ssp. – Weinfurter, p. 35, pl. 6, figs 39, 40
- 1954 *Otolithus (Sparidarum) kühni gracilis* n. sp. n. ssp. – Weinfurter, p. 35, pl. 6, figs 41, 42
- ? 1954 *Otolithus (Sparidarum) brunnense* n. sp. – Weinfurter, p. 35, pl. 6, figs 43, 44
- ? 1985 *Morone kühni gracilis* (Weinfurter, 1954) – Brzobohatý & Paně, p. 427, tab. 12
- v 2012 ? *Morone kühni* (Weinfurter, 1954) – Bosnakoff & Katona, p. 139, pl. I, figs 7, 8, 13
- Morone kühni* (Weinfurter, 1954) – Nolf, in prep. pl. P 175

Anyag. Bogács: 1, Doba: 5, Begaljica (Ripanj): 1

Leírás. Kisméretű, 4-5 mm-es, vékony és lapos otolithok, jellegzetes megnyúlt szabálytalan hatszög körvonallal. A dorsalis és posterior peremek finoman díszítettek. A rostrum tompa. A sulcust egy rövid, szögletes ostium és egy megnyúlt, keskeny cauda alkotja. A cauda hossza kétszerese az ostium hosszának. A hosszú, egyenes cauda vége hirtelen hajlik le ventralis irányban. A sulcus felső pereme, a crista superior, és az otolith pereme között a cauda teljes hosszában jól elkülöníthető keskeny és egyenes area húzódik. A ventralis vonal nem vehető ki jól. A belső oldal enyhén konvex, a külső konkáv, sugárirányban barázdák tagolják.

Megjegyzés. Ezek a jó megtartású példányok leginkább a Weinfurter által *Otolithus (Sparidarum) kühni gracilis*-ként elkülönített alfaj ábrázolt példányához hasonlítanak. Brzobohatý & Paně (1985) összefoglaló munkájában már *Morone kühni gracilis* elnevezéssel említi, ábrázolás nélkül. A bogácsi példány (11. ábra, b) valamelyest eltér a dorsalis perem csipkézettségében és a cauda lehajlásában.

Előfordulás/Elterjedés. Weinfurter (1954) a nevezetes vösendorfi lelőhelyről írta le a fajt (Bécsi-medence). A belgrádi Természettudományi Múzeum gyűjteményében (leltári szám: 677) találtam néhány igen rossz megtartású példányt Begaljica (Ripanj, Szerbia) késő-miocén lelőhelyéről, melyek feltehetőleg ehhez a fajhoz tartoznak, illetve egy kiváló megtartású példányt őriz a MFGI őslénytani gyűjteménye Bogácsról (leltározatlan példány, 591/8-as szekrény), amelyet szintén ebbe a fajba soroltam.

Familia Sciaenidae Gill, 1861

Genus *Umbrina* Cuvier, 1817

Umbrina cirrhosoides (Schubert, 1902)

12. ábra, e–h

- v 1902 *Otolithus* (*Corvina*?) *cirrhosoides* n. sp. – Schubert, p. 304, pl. X, fig. 4 a, b
- v 1902 *Otolithus* (*Umbrina*?) *plenus* n. sp. – Schubert, p. 304, pl. X, fig. 6 a, b, c
- 1954 *Sciaena angulata* Schubert – Weinfurter, p. 37, pl. 6, figs 33, 34
- 1993 *Umbrina cirrhosoides* (Schubert, 1902) – Schwarzhans, p. 77, figs 124-125
- pars 2008 *Umbrina cirrhosoides* (Schubert, 1902) – Bosnakoff, p. 223, pl. I, figs 1-4, non 5-7
- v 2010 *Umbrina cirrhosoides* (Schubert, 1902) – Jovanović et al., p. 73, pl. II, fig. 3
- v 2012 *Umbrina cirrhosoides* (Schubert, 1902) – Bosnakoff & Katona, p. 140, pl. I, figs 4, 6

Anyag. Balatonalmádi, I. réteg: 1, Balatonfüzfő II/XV. réteg: 1, Bátaszéki téglagyár: 1, Bsz-37 81,5 m: 1, Doba: 25, Budapest-Kőbánya: 8, Kőtcse-120: 6, Tihany, Fehérpart 2b: 1, Vázsnok: 1, Begaljica: 23, Grgeteg: 2, Orešac: 1, Umka: 3

Leírás. Az otolithok körvonala lekerekített téglalap alakú. A dorsalis perem közel egyenes lefutású, jellegzetes kis csúcs látható a collum (az ostium és a cauda csatlakozása) fölött. Jól fejlett a posterodorsalis kiszögellés. Enyhén ívelt alakú otolithok, a belső oldal konvex, a külső konkáv, a posterior részen erősen kivastagodik, búbja nincs. Az ostiuma nagyméretű, kerek, az anterior perem felé elkeskenyedik. Felső széle egészen a dorsalis perem közelében fut. A széles, sekély cauda tág ívet ír le, a vége egészen visszahajlik.

Megjegyzés. Koptatott adult és juvenilis példányok. Az *Otolithus* (*Umbrina*?) *plenus* holotípusának ostiuma valamivel keskenyebb az *U. cirrhosoides*-étől, külön fajként való leírása azonban nem indokolt. Az összehasonlításhoz a holotípust (12. e ábra) és egy várpalotai példányt is ábrázoltam (12. h ábra). Mindkettő badeni korú.

Előfordulás/Elterjedés. Az *U. cirrhosoides* ismert a Paratethys középső- és késő-miocén üledékeiből (Schubert 1906).

Umbrina aff. *cirrhosoides* (Schubert, 1902)

9. ábra, 12. ábra, b

- ?v 1902 *Otolithus* (*Corvina*?) *cirrhosoides* n. sp. – Schubert, p. 304, pl. X, fig. 4 a, b
- ?v 1902 *Otolithus* (*Sciaena*) *irregularis* var. *angulata* n. ssp. – Schubert, p. 306, pl. X, figs 8 a, b.

? pars 1993 *Trewasciaena kokeni* (Schubert, 1902) – Schwarzhans, p. 99, fig. 175, non 171–174, 176, 177

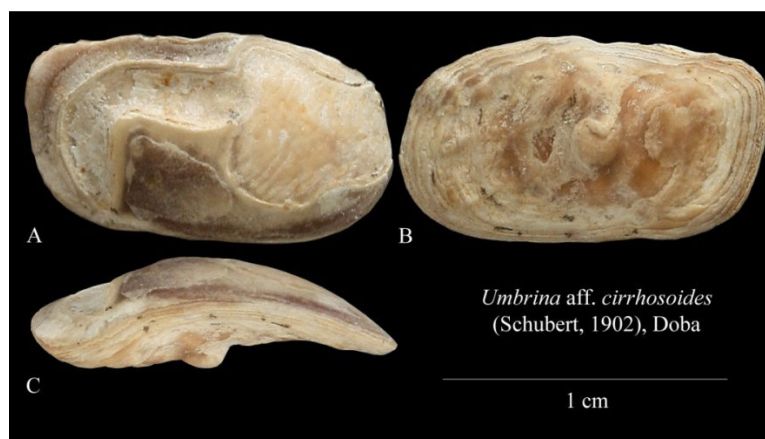
2012 *Umbrina* sp. – Bosnakoff & Katona, p. 141, pl. I, fig. 5

Anyag. Doba: 1, Sopron: 1, Stegersbach: 1

Leírás. 8-14 mm hosszú, robusztus megnyúlt otolithok, szögletes körvonallal, a dorsalis perem egyenes lefutású, hullámos szegélyű. A posterodorsalis kiszögellés erőteljes. A belső oldal domború, a külső kissé homorú, közepén csomóval. Az ostium széles, a cauda derékszögben lehajlik, a felső és alsó része közel azonos hosszúságú. A ventralis perem a dorsalissal párhuzamosan fut.

Megjegyzés. Leginkább az *U. cirrhosoides* fajra hasonlít, annak anteroposterior irányban megnyúlt „változata” az *Umbrina* aff. *cirrhosoides*. Az *Otolithus* (*Sciaena*) *irregularis* var. *angulata* holotípusa (12. a ábra) egy erősen erodálódott példány, Nolf (1981) éppen emiatt törölte a fajt, Schwarzhans (1993) azonban ugyancsak a holotípus alapján a *Trewasciaena kokeni* fajba sorolta. Az utóbbi megállapítással nem értek egyet a széles ostium és a cauda két részének közel azonos hossza miatt, mely a rossz megtartás ellenére is kivehető a példányon, valószínűsíthető, hogy ez a példány is az *U.* aff. *cirrhosoides* fajhoz tartozik. Az *U. subcirrhosa* fajtól ventralis nézetben tér el a leginkább, a külső oldala kevésbé homorú és a belső oldala sokkal kevésbé domború az *U.* aff. *cirrhosoides*-nek, továbbá a körvonala szögletesebb az *U. subcirrhosa* körvonalánál. A külső oldal csomója ugyanakkor mindkét fajnál megvan. Nem megállapítható, hogy a dobai, soproni és stegersbachi példányok azonosak-e a Brzobohatý (in Schultz 2004) által Mataschenből ábrázolás nélkül közölt otolithokkal.

Előfordulás/Elterjedés. Késő-miocén (Bosnakoff & Katona 2012).



9. ábra – *Umbrina* aff. *cirrhosoides* A: belső oldal, B: külső oldal, C: ventralis nézet.

Umbrina cf. *subcirrhosa* Schubert, 1902

12. ábra, c

?v 1902 *Otolithus* (*Umbrina*) *subcirrhosus* n. sp. – Schubert, p. 304, pl. X, fig. 3 a, b.

non 2008 *Umbrina subcirrhosa* Schubert, 1902 – Bosnakoff, p. pl. II, figs 1-11

2008 *Umbrina cirrhosoides* (Schubert, 1902) – Bosnakoff, p. pl. I, fig. 5, non figs 1-4, 6-10

Anyag. Budapest-Kőbánya: 1, Doba: 3

Leírás. 11 mm hosszú, kissé megnyúlt otolith, lekerekített körvonallal, a dorsalis perem egyenes lefutású, hullámos, a ventralis ívelt. A posterodorsalis kiszögellés erőteljes. A belső oldal domború, a külső kissé homorú, közepén csomóval. Az ostium nyúlt, anterior irányban keskenyedő, a posostialis loba nem nyúlik túl az ostium és a cauda csatlakozásánál. A cauda derékszögben ívesen lehajlik, a felső és alsó része közel azonos hosszúságú.

Megjegyzés. Az *Umbrina subcirrhosa* holotípusának ventralis pereme jóval íveltebb, a belső oldala még domborúbb, a külső oldal csomója erőteljesebb, nagyobb.

Előfordulás/Elterjedés. A holotípus Brunn-Vösendorf pannóniai üledékéből került leírásra, illetve Brzobohatý (in Schultz 2004) említi ábrázolás nélkül a matascheni tanulmányban, továbbá Schwarzhans (1993) közöl néhány juvenilis formát a badeniből, Bad Vöslauról.

Umbrina aff. *cirrosa* (Linnaeus, 1758)

10. ábra, 12. ábra, i–k

v 2008 *Sciaena* sp. – Bosnakoff, p. 223, pl. I, figs 8–10

v 2009 *Umbrina* aff. *cirrosa* (Linnaeus, 1758) – Cziczer et al., p. 16, fig. 12

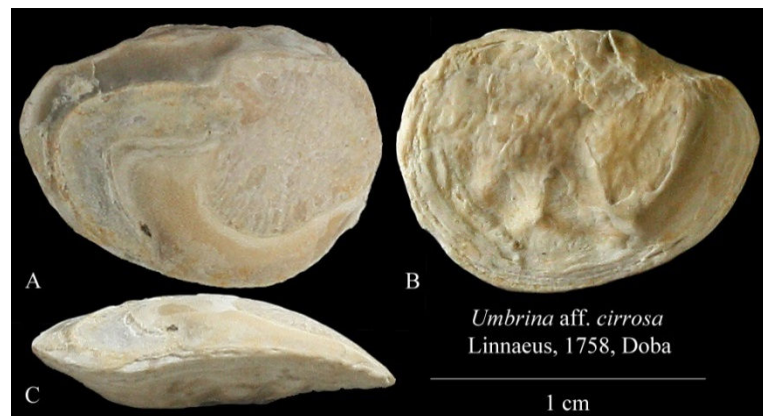
v 2012 *Umbrina* aff. *cirrosa* (Linnaeus, 1758) – Bosnakoff & Katona, p. 141, pl. I, figs 1-3

Anyag. Doba: 47, Tata, Szomódi út: 1

Leírás. Posterior irányban keskenyedő, csepp alakú otolithok. A posterior rész keskenyebb, mint az *U. cirrhosoides* fajnál. A dorsalis perem tompa, a középső részén jellegzetesen kiszélesedik, ez semelyik másik *Umbrina* fajnál nem tapasztalható. Az ostium szinte a belső oldal felét elfoglalja. A széles, sekély cauda a közepénél 90°-ban meghajlik a ventralis perem felé.

Megjegyzés. A belső oldal egyaránt hasonlít a recens *Umbrina cirrosa* (Linnaeus, 1758) (Schwarzahns, p. 80, fig. 129) és a *Sciaena umbra* Linnaeus, 1758 (Schwarzahns, p. 64, fig. 85) fajokra. A külső oldal azonban az említettekhez képest sokkal redukáltabb, laposabb. Szembetűnő különbség az ostium körvonalának alakjában tapasztalható, az *Umbrina* aff. *cirrosa* ostiuma dorsoventralis irányban szélesebb, mint a recens formáé, szinte teljesen elfoglalja a belső oldal felületének a felét. A *Sciaena umbra* postostialis lobaja pedig jóval hátrébb nyúlik a fosszilis példányokon tapasztaltakhoz képest. Feltételezéseim szerint az *Umbrina* aff. *cirrosa* egy új faj, leírásához további jó megtartású példányok, illetve az ontogenetikai fejlődés ábrázolásához egyértelműen elkülöníthető juvenilis példányok szükségesek.

Előfordulás/Elterjedés. Késő-miocén (Bosnakoff & Katona 2012).



10. ábra – *Umbrina* aff. *cirrosa* A: belső oldal, B: külső oldal, C: ventralis nézet.

“genus aff. *Umbrina*” *kokeni* (Schubert, 1902)

12. ábra, l–r

- v 1902 *Otolithus* (*Sciaenidarum*) *Kokeni* n. sp. – Schubert, p. 305, Pl. X, Figs 18 a, b
- v 1902 *Otolithus* (*Sciaenidarum*) *Telleri* n. sp. – Schubert, p. 307, Pl. X, Figs 16 a, b
- 1902 *Otolithus* (*Sciaenidarum*) aff. *claybornensis* Koken – Schubert, p. 310, Textfig. 2, Pl. X, Fig. 13
- 1902 *Otolithus* (*Sciaenidarum*) *levis* n. sp. – Schubert, p. 306, Pl. X, Fig. 9
- 1906 *Otolithus* (*Sciaena*?) *telleri* Schubert, 1902 – Schubert, p. 637
- 1906 *Otolithus* (*Sciaena*?) *kokeni* Schubert, 1902 – Schubert, p. 638
- 1954 ?*Sciaena telleri* Schubert, 1902 – Weinfurter, p. 37, Pl. 6, Figs 35, 36
- 1981 “genus aff. *Umbrina*” *kokeni* (Schubert, 1902) – Nolf, p. 164, Pl. 3, Figs 8, 9
- 1992 “genus aff. *Umbrina*” *kokeni* (Schubert, 1902) – Brzobohatý, p. 3, Pl. 1, Figs 8 a, b

- pars 1993 *Trewasciaena kokeni* (Schubert, 1902) – Schwarzhans, p. 98, Figs 171–174, non 175, 176–177
- 2008 *Trewasciaena kokeni* (Schubert, 1902) – Bosnakoff, p. 224, Pl. II, Figs 1, 2, 4, 7, 8, 10, 11, Pl. III, Figs 1–8
- v 2010 *Trewasciaena kokeni* (Schubert, 1902) – Jovanović et al., p. 73, Pl. 2, Figs 1, 2
- 2011 “genus aff. *Umbrina*” *kokeni* (Schubert, 1902) – Bosnakoff, p. 63, Fig. 5:o
- 2012 “genus aff. *Umbrina*” *kokeni* (Schubert, 1902) – Bosnakoff & Katona, p. 142, Pl. I, Figs 11, 12

Anyag. Juvenilis és subadult példányok. Bsz-46 130–134 m: 1, Budapest-Kőbánya: 2, Doba: 11, Kötcse-120: 4, Mohács, Korsós-bánya: 2, Sopron: 2, Tihany, Fehérpart: 5, Tihany, Gödrös: 1, Mennersdorf: 1, Orešac: 6

Leírás. A juvenilisek 4-5 mm-esek, a subadult példányok 10-19 mm hosszúak. Robusztus megnyúlt otolithok, a dorsalis perem hullámos, enyhén ívelt. A belső oldal domború, a külső gyűrt-hullámos, széles barázdákkal a háti és hasi peremek irányába. Az ostium jellegzetesen elnyújtott, tulipánkehelyre emlékeztető körvonallal. A cauda a posterior perem közelében hajlik csak le és tompa csúcsban végződik.

Megjegyzés. A “genus aff. *Umbrina*” megnevezés a nyílt nevezéktan adta lehetőségek szerint Nolf javaslata (Nolf 1985). A 12. 1 és 12. o ábrákon bemutatott Schubert típuspéldányokat Nolf (1981) is és Schwarzhans (1993) is egybehangzóan a „genus aff. *Umbrina*” *kokeni* fajhoz sorolta. Az ábrázolás alapján feltehetőleg Lőrenthey (1905) *Otolithus (Sciaenidarum) lóczyi* és *Ot. (S.) schuberti* fajai is a „genus aff. *Umbrina*” *kokeni* fajhoz tartoznak.

Előfordulás/Elterjedés. Ismert még a Bécsi-medence (Brunn, Götzendorf, Leobersdorf, Siebenhirten, Stixneusiedl, Vösendorf) (Brzobohatý 1992, Brzobohatý & Paná 1985, Schubert 1906, Weinfurter 1954) pannóniai lelőhelyeiről.

A dolgozatban szereplő Sciaenidae otolithok morfológiai bélyegeken alapuló elkülönítését a 3. táblázat foglalja össze.

KÖRVONAL	OSTIUM	CAUDA	FAJ
szögletes, dorsalis peremen az ostium mögött kiszögellés, a postdorsal kiszögellés erőteljes, a ventralis oldal az ostium alatt szélesedik ki	az ostium kerekded, anterior irányban enyhén keskenyedik, a belső oldal legalább 3/4-ét kitölti, a postostialis loba nem nyúlik túl a collumon	a cauda közel derékszögben hajlik le, a felső és alsó része egyenlő hosszúságú, a dorsalis bemélyedés a lehajlásig tart, vége kihegyesedik	<i>Umbrina cirrhosoides</i>
kissé megnyúlt, a dorsalis perem hullámos, a ventralis enyhén ívelt	az ostium nyúlt, anterior irányban keskenyedik, a postostialis loba nem nyúlik túl a collumon	a cauda közel derékszögben hajlik le, a felső része hosszabb az alsónál, a dorsalis bemélyedés a caudat teljes egészében végig követi	<i>Umbrina</i> aff. <i>cirrhosoides</i>
kissé megnyúlt, a dorsalis perem hullámos, a ventralis enyhén ívelt a belső oldal erőteljesen domború	az ostium nyúlt, anterior irányban keskenyedik, a posostialis loba nem nyúlik túl a collumon	a cauda közel derékszögben hajlik le, a felső és alsó része egyenlő hosszúságú, a dorsalis bemélyedés a lehajlásig tart, vége kihegyesedik	<i>Umbrina subcirrhosa</i>
kerekded körvonal, a cauda felé keskenyedik, a dorsalis perem a cauda felett dorsalis irányból nézve kivastagodik	a kerekded ostium szinte teljesen kitölti a belső oldal elülső részét, a postostialis loba valamelyest túlnyúlik a collumon	a cauda közel derékszögben lehajlik, az alsó rész visszahajlik a felső alá, a vége kihegyesedik	<i>Umbrina</i> aff. <i>cirrosa</i>
megnyúlt, hosszú hallókövek, dorsalis peremük hullámos-csipkás, ventralis peremük ívelt	az ostium keskeny, kehely alakú, a belső oldal legfeljebb 2/3-át tölti ki	a cauda a posterior perem közelében hajlik csak le és tompa csúcsban végződik, a felső része 1,5-2 x olyan hosszú, mint az alsó	„genus aff. <i>Umbrina</i> “ <i>kokeni</i>

3. táblázat – A Sciaenidae fajok elkülönítő bélyegei.

Subordo Gobioidae Jordan & Evermann, 1896

Familia Gobiidae Bonaparte, 1832

Genus *Gobius* Linnaeus, 1758

Gobius cf. *dorsorostralis* Weinfurter, 1954

11. ábra, f

1954 *Gobius dorsorostralis* n. sp. – Weinfurter, p. 38, Pl. 6, Figs 49, 50

1992 *Gobius* sp. aff. *G. dorsorostralis* – Brzobohatý, p. Pl. 1, Fig. 2

Anyag. Kötcs: 1, Tab: 1, Tihany, Gödrös: 1, Begaljica (Ripanj): 1

Leírás. 0,5-2 milliméter hosszú példányok, jellegzetes anterodorsalis és posteroventralis kiszögelléssel. A posterodorsalis perem csipkézett, csapottan lefutó, a posterodorsalis kiszögellés hiányzik. A sulcus a Gobiidae képviselőire jellemzően zárt,

sem az anterior, sem a posterior peremet nem éri el, a sagitta közepén kiemelkedő domborulaton foglal helyet.

Megjegyzés. Az azonosítást a típus ábrázolásának minősége, az egyszerű vonalas rajz nehezíti. A kihegyesedő, és a háti oldal felé hajló anterodorsalis és posteroventralis kiszögellések különböztetik meg leginkább a *Gobius pretiosus* Procházka, 1893 fajtól.

Előfordulás/Elterjedés. A *G. dorsorostralis* faj előkerült badeni (Enzesfeld), szarmata (Hölles, Wiesen) és pannóniai (Stixneusiedl, Vösendorf) lelőhelyekről (Weinfurter 1954, Brzobohatý 1992). Weinfurter (1954) úgy véli, hogy ezek a formák egy fejlődési sort reprezentálnak, s a *G. dorsorostralis* végleges formáját a pannóniaiban éri el.

Gobius praetiosus Procházka, 1893

11. ábra, e

- 1906 *Otolithus (Gobius) pretiosus* Procházka — Schubert, p. 645, Pl. XX, Fig. 29–31
1942 *Gobius pretiosus* Procházka — Weiler, p. 57, Pl. 2, Fig. 50
1950 *Gobius pretiosus* Procházka, 1893 — Weiler, p. 231, Pl. 4, Figs 25, 27, non Pl. 8, Fig. 62
1952 *Gobius pretiosus* Procházka — Weinfurter, p. 162, Pl. 2, Fig. 4
1965 *Gobius pretiosus* Procházka — Rado, p. 62, Pl. IV, Fig. 16
1966 *Gobius multipinnatus* (H. v. Meyer) — Śmigielska, p. 262, Pl. XVIII, Figs 12, 13, non Figs 14–16
? 1973 *Gobius praetiosus* Procházka — Śmigielska, p. 23, Pl. IV, Figs 4, 5, non 3, 6, 7
1978 *Ot. (Gobiidarum) praetiosus* (Procházka, 1893) — Holec, p. 168, Pl. XXIX, Figs 5–6
2012 *Gobius pretiosus* Procházka, 1893 — Bosnakoff, p. 65, Fig. 6: b

Anyag. Tab: 3

Leírás. 1-2 milliméteres rombusz alakú példányok, körvonaluk anterodorsalis és posteroventralis kiszögellése jellegzetes, csúcsuk lekerekített, nem hajlik hátra a külső oldal felé. A sulcus acusticus zárt, nem éri el a peremeket. A sulcus és a dorsalis perem közötti mélyedés a sulcus közelében húzódik. A ventralis fissura jól kivehető.

Előfordulás/Elterjedés. Általánosan elterjedt a Paratethys miocén üledékeiben.

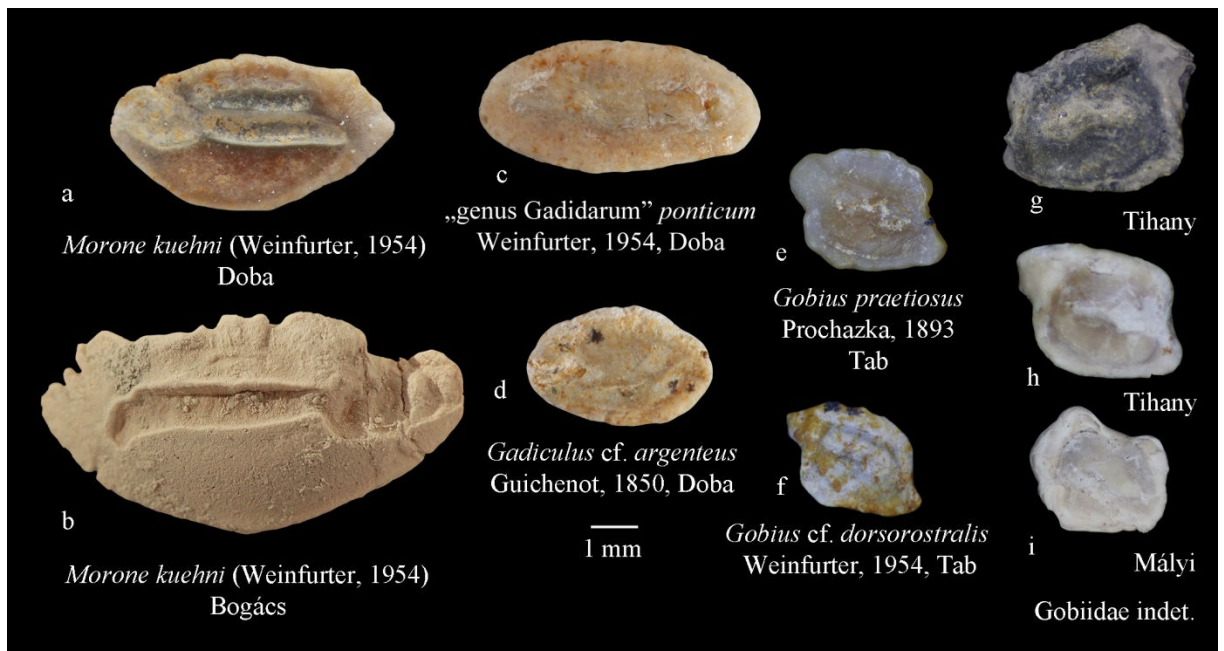
Gobiidae indet.

11. ábra, g–i

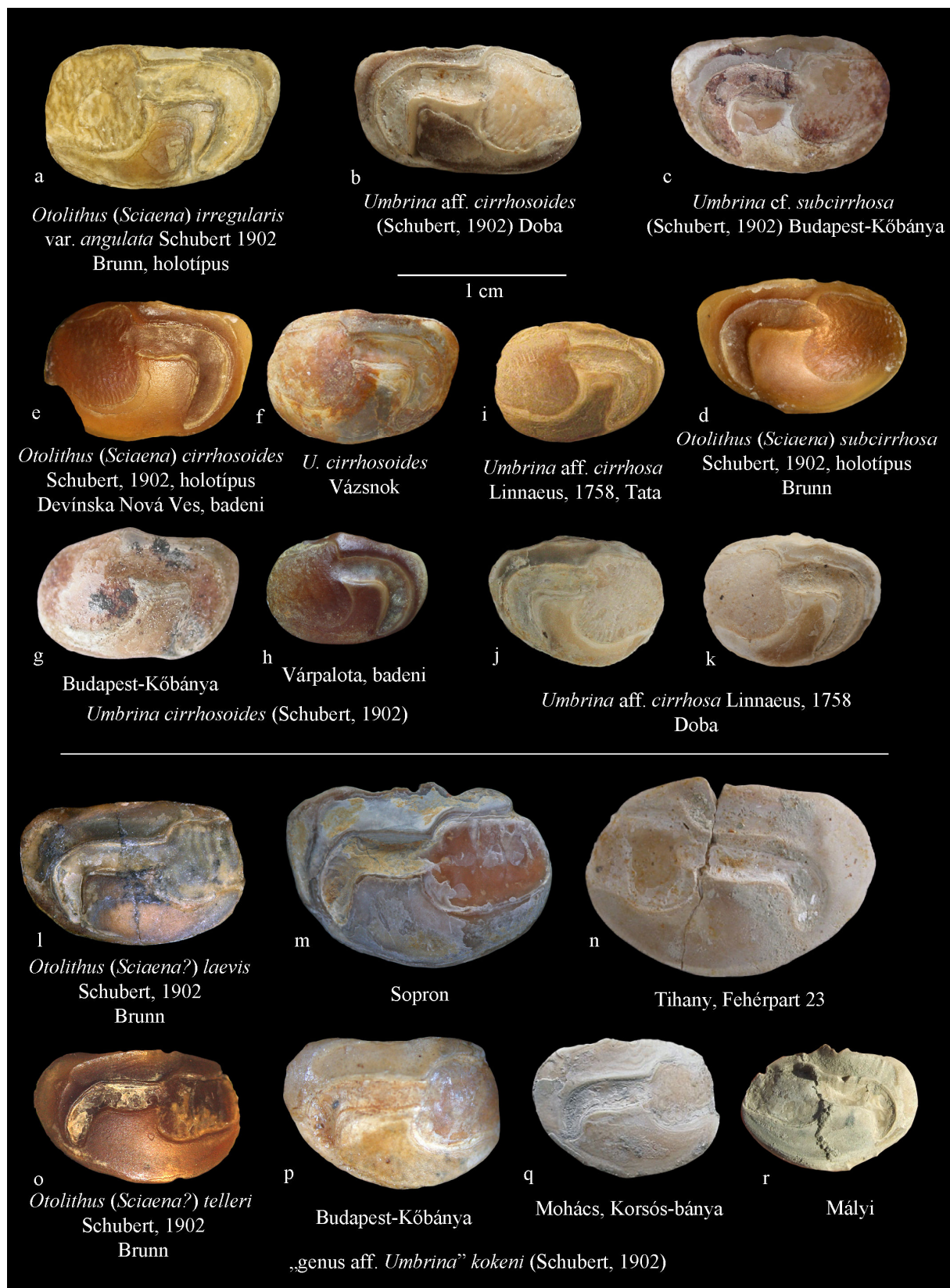
Anyag. Kurd: 2, Mályi: 1, Tihany, Gödrös: 8, Grgeteg: 1

Leírás. 2-4 mm-es, rossz megtartású, töredékes, a mályi és egy gödrösi példány kivételével sötétszürkére színeződött Gobiidae otolithok.

Megjegyzés. A rossz megtartás pontosabb meghatározást nem tett lehetővé.



11. ábra – A pannon-tavi üledékek Moronidae, Gadidae és Gobiidae fajai.



12. ábra – A pannon-tavi üledékekben előforduló Sciaenidae fajok.

7.3 A Pannon-tavi otolithvizsgálatok összefoglalása

Összesítve, 20 hazai és 7 külföldi lelőhely, továbbá 5 fúrás pannon-tavi üledékéből 320 otolithot vizsgáltam (4. táblázat). A táblázatban feltüntettem az iszapolási maradékokból előkerült fogak számát is. A hallókövekről általánosságban elmondható, hogy megtartásuk nem csak lelőhelyenként változó, hanem egyazon lelőhelyről is különböző megtartású példányok kerültek elő. A megtartási állapoton túl a pannon-tavi hallókövek határozását több tényező is nehezítette. A holotípusok egy része nem volt elérhető, ugyanakkor az ábrázolásuk sem volt elégséges, ezekben az esetekben a leírásra lehetett csak támaszkodni. A Sciaenidae fajok esetében az egyedefejlődésbeli változások és az átmeneti formák jelentették a kihívást.

lelőhely/fajnév	„genus Gadidatum” <i>ponticum</i>	<i>Gadiculus</i> cf. <i>argenteus</i>	<i>Gadidae</i> indet.	? <i>Morone</i> <i>kuehni</i>	<i>Umbrina</i> <i>cirrhosoides</i>	<i>Umbrina</i> aff. <i>cirrhosoides</i>	<i>Umbrina</i> cf. <i>subcirrhosa</i>	<i>Umbrina</i> aff. <i>cirroso</i>	„genus aff. <i>Umbrina</i> ” <i>kokeni</i>	<i>Sciaenidae</i> indet.	<i>Gobius</i> cf. <i>dorsorostralis</i>	<i>Gobius</i> <i>praetiosus</i>	<i>Gobiidae</i> indet.	hallókő összesen	fog összesen
Balatonalmádi I. réteg BTM					1				1					2	
Balatonfüzfő II/XV. BTM					1									1	
Begaljica (Szerbia) PMB	1			1	23						1			26	
Bátaszéki téglagyár					1									1	
Bsz-25, 35,5 m										1				1	
Bsz-37, 81,5 m					1									1	
Bsz-46, 130-134 m									1					1	
Bodogaia (Románia) MTM			1											1	
Bogács MÁFI				1										1	
Budapest-Kőbánya ELTE					7		1		2	3				13	
Csór, 8-as útbevágás										1				1	
Doba BTM	1	5		5	25	1	3	47	11	75				173	
Grgeteg (Szerbia) PMB					2								1	3	
Hennersdorf (Ausztria)									1					1	
Ka-2 604,6-604,8 m										1				1	
Kötcse-120					6				4					10	
Kötcse - úrilak										1	1			2	35
Kötcse MÁFI										3				3	
Kurd										5			2	7	4
Mályi									1				1	1	
Mohács, Korsós-bánya									2					2	
Orešac (Szerbia) PMB	1				1				6	1				9	
Paks-3 274,0 m										1				1	
Sopron MTM						1			2					3	

lelőhely/fajnév	„genus Gadidarum” <i>ponticum</i>	<i>Gadiculus</i> cf. <i>argenteus</i>	<i>Gadidae</i> indet.	? <i>Morone kuehni</i>	<i>Umbrina cirrhosoides</i>	<i>Umbrina</i> aff. <i>cirrhosoides</i>	<i>Umbrina</i> cf. <i>subcirrhosa</i>	<i>Umbrina</i> aff. <i>cirrosa</i>	„genus aff. <i>Umbrina</i> ” <i>kokeni</i>	<i>Sciaenidae</i> indet.	<i>Gobius</i> cf. <i>dorsorostralis</i>	<i>Gobius praetiosus</i>	<i>Gobiidae</i> indet.	hallókő összesen	fog összesen
Stegersbach (Ausztria)						1				2				3	
Tab										3	1	3	1	8	
Tata, Szomódi út								1						1	
Tihany, Fehérpart					1				5	5				11	
Tihany, Gödrös									1	13	1		8	23	19
Umka (Szerbia) PMB					3									3	
Váznok					1					3				4	1
Zalaapáti ELTE										1				1	
összesen:	3	5	1	7	73	6	1	48	37	119	4	3	13	320	60

4. táblázat – A rendszertani részben szereplő adatok összesítése (A gyűjtemények rövidítései:

BTM=Bakonyi Természettudományi Múzeum, Zirc; ELTE=ELTE TTK Természettudományi

Múzeum, Paleontológiai Gyűjtemény; MÁFI=Magyar Földtani és Geofizikai Intézet

gyűjteménye; MTM=Magyar Természettudományi Múzeum, Őslénytani és Földtani Tár,

PMB=Belgrádi Természettudományi Múzeum).

A legnagyobb nehézséget azonban mégis a megtartási állapot jelenti. Morfometriai (landmark analízis), matematikai statisztikai módszerek és vékonycsiszolatok készítésével lehetne objektív módon elkülöníteni a fajokat egymástól. Ha minden egyes példányról lemerést követően felvételt készítenénk landmark analízishez, majd epoxi gyantába ágyazva irányított vékonycsiszolati vizsgálattal megállapítanánk a példány korát, akkor legalább a felnőtt példányok közötti faj szintű különbségek kimutathatóak lennének. Az ontogenetikai változást még ezzel a módszerrel is nehéz lenne tetten érni a fosszilis anyagban, a Sciaenidae-félék hallókövei ugyanis nem allometrikusan növekednek. Mivel azonban egy-egy példány pontos kora nem állapítható meg kellő biztonsággal a sok esetben gyenge megtartási állapot miatt (a külső évgűrűk hiányoznak) — nem beszélve arról, hogy az eljárás során a példányok megsemmisülnének —, marad a többé-kevésbé szubjektív, külső morfológiai bélyegeken alapuló határozás.

8. A pannon-tavi halfauna értékelése

8.1 A pannon-tavi halfauna taxonómiai összetétele és fosszíliatípusok szerinti megoszlása

Az 5.4 fejezet 1. táblázatában valamennyi áttekintett adatot feltüntettem, azonban a feldolgozáshoz az irodalmi adatok közül csak a Pannon-tó üledékéből előkerült példányokat vettem figyelembe, a bizonytalan korú, vagy biztosan szarmatának mondható rétegek halai és a teljesen édesvízi összletek (a „paludinás rétegek” és az eichkogeli fauna) adatai kimaradtak az értékelésből. Götzendorfból csak a hallókövek alapján azonosított fajok szerepelnek, mivel feltehetően idősebb rétegekből kerültek elő mint az édesvízi együttes. Mataschen vegyes összetételű faunája a kora és egyértelműen tavi kifejlődése miatt teljes egészében szerepel. Ezeket az adatokat még kiegészítettem az otolithvizsgálataim eredményeivel.

Vizsgálataim alapján megállapítottam, hogy a Pannon-tó halfaunájából 38 genus 54 faja ismert (a fajlistát az 5. táblázat tartalmazza). Meg kell jegyezni, hogy a matascheni taxonokat az eredeti cikkben ábrázolás nélkül közölték, de a teljesség kedvéért ezek is szerepelnek a táblázatban. A pannon-tavi halfajok ma már nem élnek, egyedül a *Gadiculus* cf. *argenteus* fajról feltételezhető, hogy a recens fajjal azonos lehet. A mai formák hiányát részben az is eredményezheti, hogy gyakran a recens formák kimerítő anatómiai leírásához nem kapcsolódik részletes hallókő leírás, így nehezebb azonosítani az azonos fajhoz tartozó otolithokat és csontokat. A hallókövek *in situ* előfordulása ritka. Ennek következményeként előfordulhatott, hogy eltérő fajnévvel illették a fosszilis hallókövet, amely valójában egy recens halhoz tartozik.

A pannon-tavi halfauna taxonlistája			
család	O/Cs/ F/V	név	lelőhely
Clupeidae	V	<i>Alosa nordmanni</i> Antipa, 1904	Szuhakálló
	V	<i>Clupea hungarica</i> Gorjanovic-Kramberger, 1902	Budapest-Rákos, Budapest-Kőbánya
	O	# <i>Clupea trolli</i> Weinfurter, 1954	Vösendorf (Ausztria)
	V	Clupeidae indet.	Laaer Berge (Bécs, Ausztria)
Cyprinidae	F	<i>Barbus</i> ("Bertinius") sp.	Mataschen (Ausztria)
	F	# <i>Barbus</i> ("Luciobarbus") <i>subtruncatus</i> (Münster, 1842)	Brunn (Ausztria)
	F	# <i>Scardinius haueri</i> (Münster, 1842)	Vösendorf (Ausztria)
	F	<i>Scardinius</i> sp.	Mataschen (Ausztria)
	F	Cyprinidae gen. et spec. indet.	Bátaszék; Vösendorf (Ausztria)

család	O/Cs/ F/V	név	lelőhely
Siluridae	V	# <i>Heterobranchus austriacus</i> Thenius, 1952	Vösendorf (Ausztria)
	V	# <i>Silurus pliocaenicus</i> Leidenfrost, 1916	Budapest-Rákos
	V	# <i>Silurus stenocephalus</i> Leidenfrost, 1916	Budapest-Rákos
Gadidae	V	# <i>Gadus (Merlangus) pannonicus</i> Koch, 1904	Beočin (Szerbia)
	O	<i>Merluccius merluccius</i> (Linnaeus, 1758)	Belényesi-medence (Románia)
	O	<i>Merluccius vulgaris</i> Fleming, 1818	Belényesi-medence (Románia)
	V	<i>Morrhua szagadatensis</i> Stenidachner, 1863	Săcădate (Románia)
	O	<i>Raniceps pannonicus</i> Pană, 1982	Belényesi-medence (Románia)
	O	„genus Gadidarum” <i>ponticum</i> Weinfurter, 1954	Vösendorf (Ausztria), Doba, Orešac
	O	<i>Gadiculus</i> cf. <i>argenteus</i> Guichenot, 1850	Doba
	O	Gadidae indet.	Belényesi-medence (Románia); Inzersdorf (Ausztria); Londžica (Horváto.); Vösendorf (Ausztria), Begaljica, Umka (Szerbia)
Lotidae	V	# <i>Brosimius strossmayeri</i> Kramberger, 1884	Beočin (Szerbia)
	V	# <i>Phycis suessi</i> Steindachner, 1860	Inzersdorf (Bécs, Ausztria)
	V	<i>Lota hulai</i> Pietschmann, 1934	Ober Laa (Bécs, Ausztria)
Macrouridae	O	?Macruridae sp.	Belényesi-medence (Románia)
Atherinidae	O	<i>Atherina</i> sp.	Studienka (Szlovákia)
Berycidae	V	? <i>Beryx</i> sp.	Inzersdorf (Ausztria)
Triglidae	O	? "genus aff. <i>Lepidotrigla</i> " cf. <i>ringelei</i> Nolf, 1977	Belényesi-medence (Románia)
	O	<i>Trigla asperoides</i> Schubert, 1906	Belényesi-medence (Románia)
	O	<i>Trigla</i> sp.	Belényesi-medence (Románia)
Serranidae	V	<i>Serranus</i> sp.	Beočin (Szerbia)
Moronidae	O	# <i>Labrax (Morone) serrata</i> Weinfurter 1954	Vösendorf (Ausztria)
	O	<i>Morone kuehni</i> Weinfurter, 1954	Bogács, Doba, Begaljica (Szerbia); Siebenhirten, Vösendorf (Ausztria)
	Cs	Moronidae indet.	Mataschen (Ausztria)
Percidae	O	# "genus Percidarum" <i>öcsensis</i> Schubert, 1912	Öcs
	V	<i>Perca</i> sp. (? <i>Perca edlaueri</i> Weinfurter, 1950)	Kisbér
Pomadasyidae	O	<i>Dentex</i> sp.	Belényesi-medence (Románia)
Sparidae	F	<i>Chrysophrys</i> sp.	Bicske
	F	<i>Sparus</i> sp.	Mataschen (Ausztria)
	Cs, F	Sparidae indet.	Mataschen (Ausztria)
Sciaenidae	O	<i>Umbrina</i> aff. <i>cirrosa</i> (Linnaeus, 1758)	Doba, Tata
	O	<i>Umbrina</i> cf. <i>cirrosa</i> (Linnaeus, 1758)	Mataschen (Ausztria)
	O	<i>Umbrina cirrhosoides</i> Schubert, 1902	Budapest-Kőbánya, Balatonalmádi, Balatonfűzfő, Bátaszék, Doba, Kőtcse, Tihany, Vázsnok; Begaljica, Grgeteg, Orešac, (Szerbia); Brunn, Vösendorf (Ausztria)
	O	<i>Umbrina</i> aff. <i>cirrhosoides</i> (Schubert, 1902)	Doba, Sopron, Mataschen?, Stegersbach (Ausztria)
	O	<i>Umbrina subcirrhosa</i> Schubert 1902	Mataschen, Vösendorf (Ausztria)

család	O/Cs/ F/V	név	lelőhely
Sciaenidae	O	<i>Umbrina</i> cf. <i>subcirrhosa</i> Schubert 1902	Budapest-Kőbánya, Doba
	O	"genus aff. <i>Umbrina</i> " <i>kokeni</i> (Schubert, 1902)	Bátaszék, Budapest-Kőbánya, Doba, Kötse, Mohács, Sopron, Tihany; Orešac (Szerbia); Brunn, Hennersdorf, Mataschen, Siebenhirten, Vösendorf (Ausztria)
	O	"genus aff. <i>Umbrina</i> " aff. <i>kokeni</i> (Schubert, 1902)	Götzendorf, Mataschen (Ausztria)
	O	"genus aff. <i>Umbrina</i> " cf. <i>kokeni</i> (Schubert, 1902)	Götzendorf, Mataschen (Ausztria)
	F, O	? "genus aff. <i>Umbrina</i> " sp.	Götzendorf, Mataschen (Ausztria)
	O	Sciaenidae indet.	Balatonfüzfő, Bátaszék, Budapest-Kőbánya, Budapest-Rákos, Csór, Doba, Fonyód, Kaskantyú-2, Kötse, Kurd, Mályi, Paks-3, Pápa, Pincehely, Pusztaszentlőrinc, Sopron, Tab, Tihany, Vázsnok, Tinnye, Zalaapáti; Brunn, Götzendorf, Mataschen, Stegersbach, Vösendorf (Ausztria); Studienka (Szlovákia)
Labridae	F	Labridae indet.	Tinnye; Beočin (Szerbia)
Trachinidae	O	<i>Trachinus</i> cf. <i>biscissus</i> Koken, 1884	Belényesi-medence (Románia)
Gobiidae	O	<i>Acentrogobius</i> ex. gr. <i>modestus</i> Gaemers et Schwarzhans, 1973	Belényesi-medence (Románia)
	O	<i>Acentrogobius rumanus</i> Pană, 1982	Belényesi-medence (Románia)
	O	"genus aff. <i>Pomatoschistus</i> " <i>laevis</i> (Weiler, 1942)	Belényesi-medence (Románia)
	O	"genus Gobiidarum" <i>triangularis</i> (Weiler, 1943)	Belényesi-medence (Románia)
	O	# <i>Gobius dorsorostralis</i> Weinfurter, 1954	Vösendorf (Ausztria)
	O	# <i>Gobius dorsorostralis sculpta</i> Weinfurter, 1954	Vösendorf (Ausztria)
	O	<i>Gobius</i> cf. <i>dorsorostralis</i> Weinfurter, 1954	Kötse, Tab, Tihany; Begaljica (Szerbia)
	O	<i>Gobius</i> ex. gr. <i>intimus</i> Prochazka, 1893	Belényesi-medence (Románia)
	O	<i>Gobius</i> ex. gr. <i>modestus</i> Gaemers et Schwarzhans, 1973	Belényesi-medence (Románia)
	O	<i>Gobius intimus</i> Prochazka, 1893	Belényesi-medence (Románia)
	O	<i>Gobius praetiosus</i> Prochazka, 1893	Tab; Belényesi-medence (Románia); Studienka (Szlovákia); Vösendorf (Ausztria)
	O	<i>Gobius</i> sp.	Belényesi-medence (Románia)
	O	<i>Pomatoschistus tenuis</i> (Weiler, 1943)	Belényesi-medence (Románia)
	O	Gobiidae indet.	Kurd, Mályi, Tihany; Belényesi-medence (Románia); Grgeteg (Szerbia)
Latidae	V	# <i>Lates pliocaenus</i> Koch 1904	Beočin (Szerbia)
Scombridae	Cs, F	<i>Pelamycybium partschi</i> (Münster, 1846)	Beočin (Szerbia); Mataschen, Siebenhirten, Vösendorf (Ausztria)
	F	Scombridae indet.	Mataschen, Matzleinsdorf (Ausztria)
Mugilidae	O	<i>Liza voesendorfensis</i> Weinfurter 1954	Siebenhirten, Vösendorf (Ausztria)
Soleidae	O	<i>Solea</i> sp.	Studienka (Szlovákia)

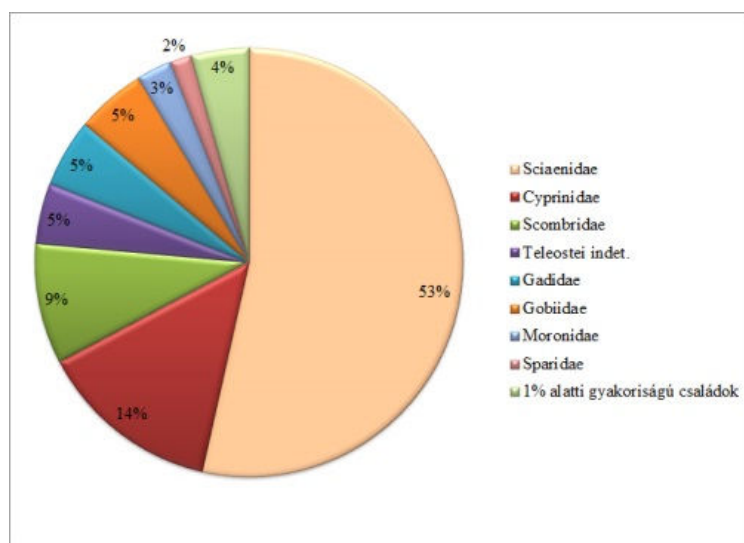
család	O/Cs/ F/V	név	lelőhely
		Teleostei indet.	Baja-1, Balatonfűzfő, Budafapuszta-1, Budafapuszta-2, Budapest-Kőbánya, Budapest-Rákos, Bükkösd, Görgeteg-1, Kisibafa, Korpád, Liget, Magyarhertelend, Mecsekszabolcs, Nagymányok, Nagypall, Pécs, Piuszpuszta, Pusztaszentlőrinc, Sopron, Szekszárd, Tihany, Tisztaterek-1; Studienka (Szlovákia); Soceni, Belényesi-medence (Románia); Mataschen, Moosbrunn, Ausztria

5. táblázat – A pannon-tavi halfauna fajainak listája. Félkövérrrel szedve a feltételezhetően endemikus fajok, illetve azok a lelőhelyek, ahonnan otolithokat vizsgáltam. Jelmagyarázat: # csak a pannon-tavi üledékekből és csak egyetlen lelőhelyről ismert forma; O: otolith, Cs: izolált csontmaradvány, F: fogmaradvány, V: vázmaradvány.

Teljes vázmaradvány rendkívül kevés került elő. Ez azért lehet, mert kevés olyan oxigéntől elzárt környezet létezhetett, ahol lehetőség lett volna a teljes példány fosszilizálódására. Mélyvízi anoxia előfordulhatott ugyan, de nem volt általános, így a dögevők (vagy ha betemetődött, akkor a bioturbáló szervezetek) miatt szétestek a csontvázak. Sok esetben együtt fordulnak elő a hallókövek, a fogak és az izolált csontmaradványok, de míg előbbieket akár fajra, utóbbiak szinte alig határozhatók éppen az izoláltságuk vagy a töredékességük miatt.

Eltekintve a Sciaenidae, Gadidae és Gobiidae családokban tapasztalható diverzitástól, a fauna többi családját inkább az alacsony taxonszám (egy család egy nemzetség) jellemzi.

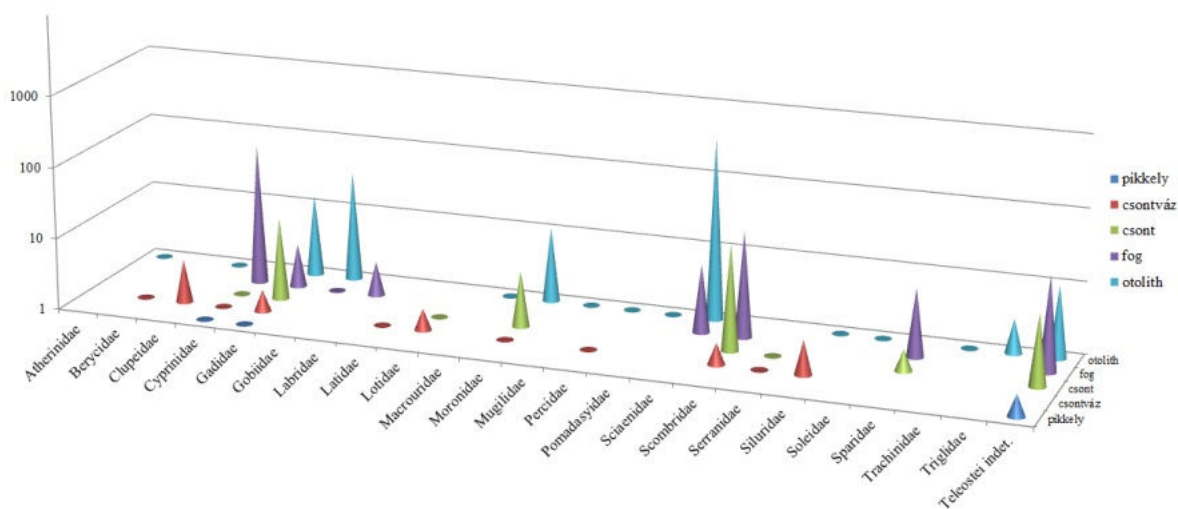
A domináns csoportot (53%), a Sciaenidae-féléket (13. ábra) otolithjaik alapján ismerjük a pannon-tavi üledékekből, csupán egyetlen említést találtam, amelyben fogak alapján azonosítottak Sciaenidae taxont. A második leggyakoribb maradványok a Cyprinidae családba tartozó fajok garatfogai és izolált csontjai. Ennek a csoportnak ismertek ugyan fosszilizisan is otolithjaik, de a pannon-tavi rétegekből eddig még nem kerültek elő. A Scombridae és Gadidae családokat is inkább fog- és csontmaradványok képviselik, ahogy azt a maradványtípusok családok közötti megoszlása (14. ábra) is mutatja. Az Atherinidae, Mugilidae, Pomadasidae, Soleidae, Trachinidae, Triglidae családoknak hallókövei kerültek csak elő, míg a Berycidae és Latidae családokat csak vázmaradványaik alapján ismerjük a pannon-tavi üledékekből.



13. ábra – A családok megoszlása a faunában.

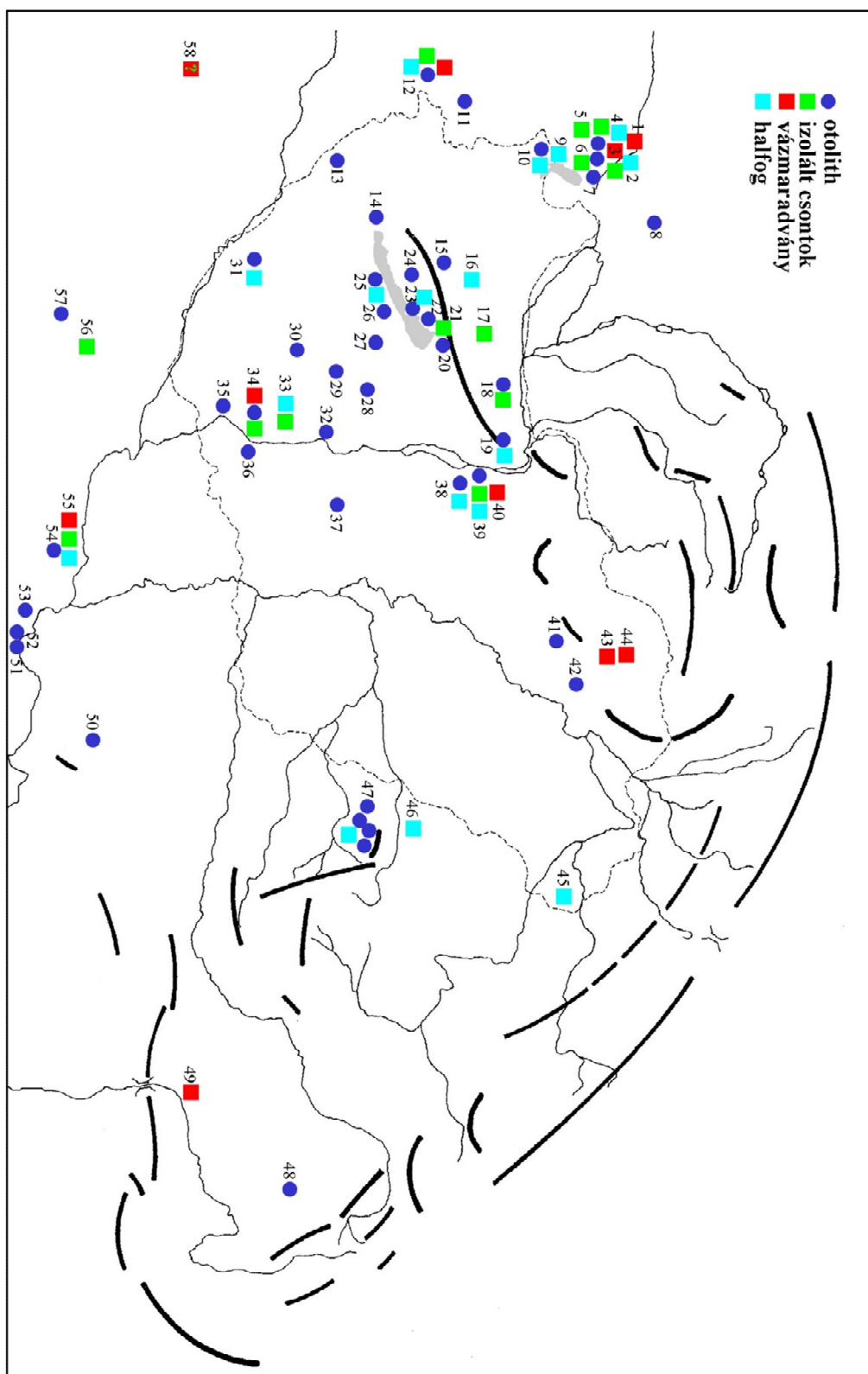
A 14. ábrán a maradványtípusok családonkénti megoszlását tüntettem fel az előkerült példányok száma alapján. Az egyes családok maradványmennyisége közötti nagy szórás miatt logaritmusos skálát alkalmaztam, hogy megjelenjen minden adat. Az ábrán jól látszik, hogy sok taxon csak 1-2 példányban van jelen. Egyedül a Gadidae család képviselőinek került elő egyaránt fog-, csont-, hallókö- és pikkelyes vázmaradványa.

Az irodalmi adatok összesítése és a saját vizsgálataim (1., 2., 4. táblázat) alapján is szembejövő, hogy jóval több hallókö (1028 db) került elő a Pannon-tó üledékeiből, mint fog- (307 db) és csontmaradvány (139 db). A legritkébbak az artikulált csontvázak (18 db) és a pikkelyek (5 db, nem hordoznak sok információt, ezért nem kerültek feljegyzésre).



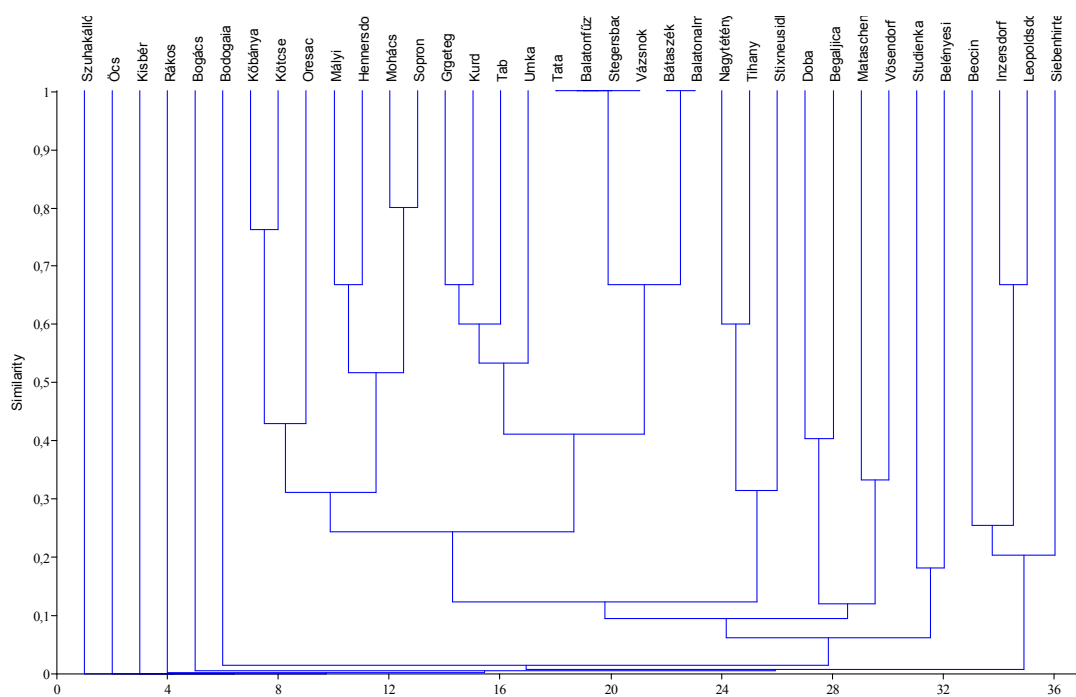
14. ábra – A maradványtípusok megoszlása a családok között.

A maradványok típus szerinti megoszlását a Kárpát-medence felszíni feltárásai és fúrási adatai között a 15. ábra mutatja.



15. ábra – Térképvázlat a maradványok típus szerinti megoszlásáról. 1. Inzersdorf, 2. Leopoldsdorf, 3. Matzleinsdorf, 4. Brunn-Vösendorf, 5. Eichkogel, 6. Götzendorf, 7. Stixneusiedl, 8. Studienka, 9. Piuspuszt, 10. Sopron, 11. Stegersbach, 12. Mataschen, 13. Budapestpuszta-2, 14. Zalapáti, 15. Doba, 16. Pápa, 17. Kisbér, 18. Tata, 19. Timnye, 20. Csór, 21. Balatonfüzö, 22. Balatonalmádi, 23. Tihany, 24. Ócs, 25. Fonyód, 26. Kőtse, 27. Tab, 28. Pincehely, 29. Kurd, 30. Vázsonk, 31. Görgötege-1, 32. Paks-3, 33. Szekszárd, 34. Bátaszék, 35. Mohács, 36. Baja-1, 37. Kaskantyú-2, 38. Budapest (Pestszentlőrinc), 39. Budapest (Köbánya), 40. Budapest (Rákos), 41. Bögács, 42. Mályi, 43. Szuhakálló, 44. Rudabánya, 45. Tisztaberek-1, 46. Brüsturi, 47. Belényesi-medence lelőhelyei, 48. Bodogaia, 49. Săcădate, 50. Soceni, 51. Oreșac, 52. Begáljica, 53. Umka, 54. Grgeteg, 55. Beočin, 56. Londzica, 57. Sibinj, 58. Dolje, Podused, Vrabče

Az összesített adatokon elvégzett darabszámos klaszter elemzés a lelőhelyeket maradványtípusok szerint csoportosította (16. ábra). A fa bal szélén helyezkednek el azok a lelőhelyek, ahonnan csak artikulált csontvázak kerültek elő (Szuhakálló, Öcs, Kisbér, Budapest-Rákos), jobb szélén külön csoportot képeznek a csont- és hallókőmaradványt egyaránt adó lelőhelyek, a középső részen pedig leginkább az *Umbrina* genus jelenléte és az előkerült otolithok mennyisége szerint rendeződnek. Ez azt jelenti, hogy az egyes lelőhelyekről rendelkezésre álló fajlisták nem igazán alkalmasak ilyen formában az összehasonlításra, mivel fajszámukban és darabszámukban túlságosan eltérnek egymástól, a fajszámuk általában alacsony, a darabszám pedig egyes lelőhelyeken két nagyságrenddel is nagyobb lehet a többihez képest.

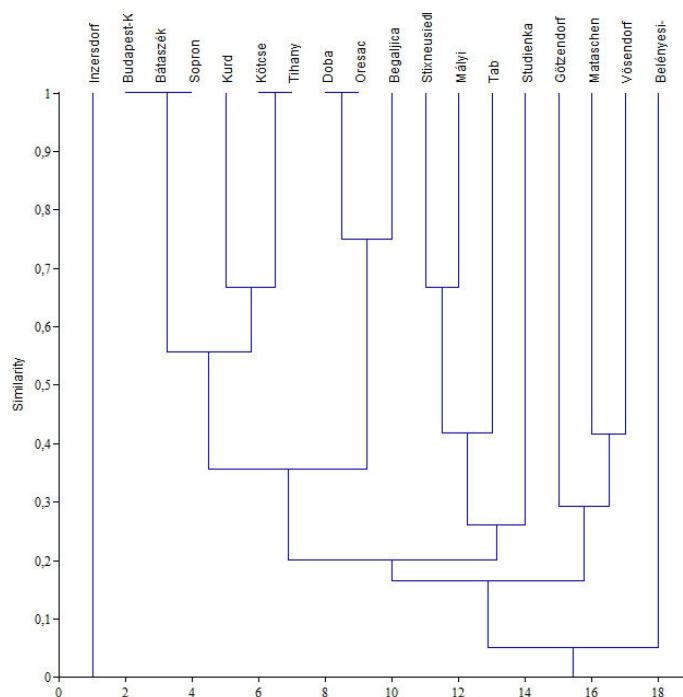


16. ábra – A lelőhelyek adatainak hasonlósági vizsgálata (Bray-Curtis index).

Ha kiejtjük azokat a lelőhelyeket, ahonnan egyetlen adatunk van csak, és a darabszámok helyett prezencia/abszencia mátrixot alkalmazunk, akkor a 17. ábrán látható eredményt kapjuk. Inzersdorfnak nincsenek közös fajai egyik lelőhellyel sem, Götzendorft, Mataschent és Vösendorft az édesvízi elemek jelenléte választja külön ágra, míg a Belényesi-medence és Studienka sajátos, többségében sehol máshol elő nem forduló faunaelemei szintén jól elkülönülnek a pannon-medencei lelőhelyekre jellemző *Umbrina* és *Gobius* uralta együttesektől. Budapest-Kőbánya, Báticaszék, és Sopron abban

közös, hogy csak két faj, az *Umbrina cirrhosoides* és a „genus aff. *Umbrina*” *kokeni* együttes előfordulásai. Kurd, Kötöcs, Tihany üledékeiből az *Umbrina* és „genus aff. *Umbrina*” mellett *Gobius*-ok is előkerültek. Doba, Orešac és Begaljica a többi forma mellett a Gadidae otolithok megléte miatt rendeződött egy csoportba. Götzendorf, Mataschen és Brunn-Vösendorf azok a lelőhelyek, ahol a tengeri-brakkvízi fauna mellett édesvízi elemek is jelen vannak. A Belényesi-medence feltárásaiból ismert *Merluccius*, *Raniceps*, *Trigla*, *Trachinus*, *Acentrogobius*, *Pomatoschistus* taxonok nem kerültek elő sem a Bécsi-, sem a Pannon-medence területéről, ezért különül el ennyire. Egyedül Stixneusiedl, Mályi és Tab csoportjára nem találtam magyarázatot. Mályiból egyetlen „genus aff. *Umbrina*” és egy *Gobius* került elő, Tabról Sciaenidae és Gobiidae példányok ismertek, Stixneusiedl *Aphanius* és „genus Atherinidarum” genusai máshonnan nem ismertek.

Fosszilis faunák csoportba rendezéséhez, illetve elkülönítéséhez, lelőhelyek taxonlistáinak összehasonlítására, a sokváltozós ökológiai adatmátrixok feldolgozásához alkalmazható statisztikai módszer a korrespondencia elemzés (COA, DCA), a főkomponens-elemzés (PCA) és a nem-metrikus többdimenziós skálázás (NMDS). Mivel az adatok szórványosak és jelentősen eltérnek a mintaszámok, az elvégzett elemzésekből értelmezhető eredményt nem kaptam. (Az alapadatokat a 4. melléklet tartalmazza.)



17. ábra – Hasonlósági vizsgálat Jaccard-index alapján.

8.2 A pannon-tavi halmaradványok rétegtani elterjedése

A 18. ábra a nemzetségek és annál magasabb rendszertani kategóriákba tartozó taxonok rétegtani elterjedését szemlélteti, a 5. fejezetben tárgyalt irodalmi adatok és a saját otolithvizsgálataim alapján. A faj szintű értékelést egyrészt azok nagy száma, másrészt a határozás bizonytalanságai (megtartási állapot, átmeneti formák) nehezítik.

A *Congerina ornithopsis* zóna adatai a matascheni adatokból és néhány magyarországi (Sopron, Piuszpuszta, Tinnye) szórványadatból állnak össze. A matascheni rétegekből taxonómiai bizonytalanságokkal terhelve ugyan, de változatos *Umbrina* otolithokat közölt Brzobohatý (in Schultz 2004), míg a nagyszámú fog- és csontanyag túlnyomó része édesvízi fajoktól származik. A soproni és piuszpusztai lelőhelyekről Sciaenidae otolithok kerültek elő.

A *Lymnocardium conjugens* zóna adatai több mint 20 lelőhelyről származnak. Ebbe a zónába tartoznak a Bécs környéki lelőhelyek, köztük Vösendorffal, továbbá Studienka és a Belényesi-medence lelőhelyei is. A medencefáciesű *Congerina banatica* zónába tartozó beočini rétegek is ezzel a zónával korrelálnak. A 9,6–11 millió évek közötti kiugró diverzitást három okra vezetem vissza. A *Lymnocardium conjugens* zóna a többinél hosszabb időintervallumot ölel fel, egy meleg, csapadékos klímájú időszakkal esik egybe (Böhme et al. 2008), aminek következtében több üledék képződött, lehetővé téve egy gazdagabb anyag megőrződését. Ennek következtében a kutatók többet foglalkoztak ezekkel a rétegekkel.

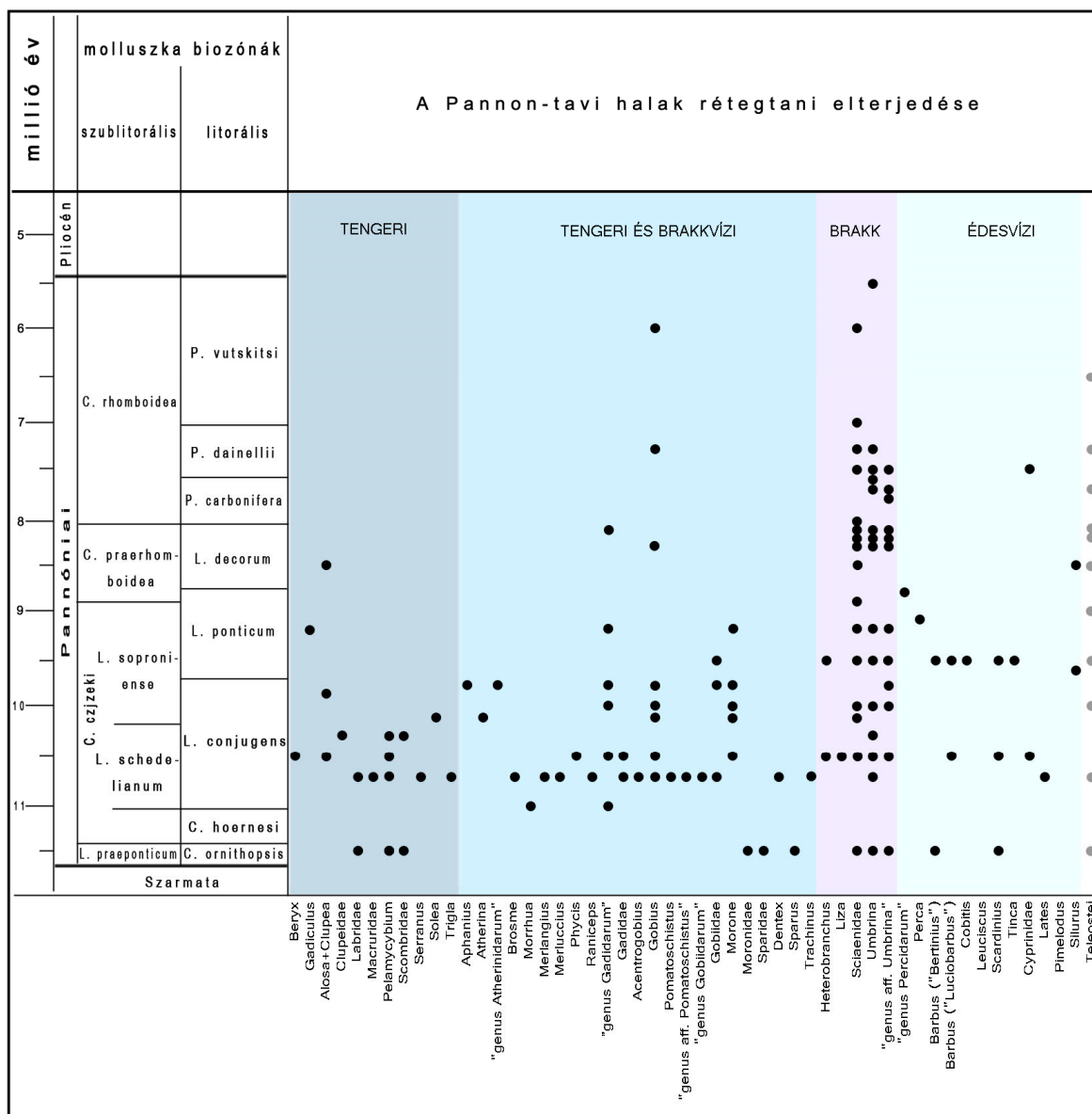
A *Lymnocardium conjugens* zóna gazdagságát követően a *Lymnocardium ponticum* zóna idejére lecsökken a taxonszám. Ekkor már érzékelhető az északnyugat és északkelet felől progradáló nagyméretű deltarendszerek feltöltő hatása, a Pannon-tó területe egyre zsugorodik. A götzendorfi lelőhelyen túlsúlyba kerülő folyóvízi elemek is az északnyugati deltarendszer előrenyomulásának bizonyítékai.

A *Lymnocardium decorum* zónában a Bécsi-medencéből már csak az eichkogeli, teljesen édesvízi faunát ismerjük (csontanyag és otolithok). A Balaton környéki (Balatonalmádi, Balatonfüzfő, Tihany, Zalaapáti, Fonyód), budapest-kőbányai és orešaci hallókő szórványadatok alapján a brakkvízi Sciaenidae fajok dominálnak. A taxonszám drasztikus lecsökkenése a meglévő adatok alapján már a *Lymnocardium ponticum* zóna végén megindul.

A *Prosodacnomya carbonifera* zónát két fűrás (Bátaszék-37, -46) és a Kötcsé-120 lelőhely Sciaenidae adatai reprezentálják. A *Prosodacnomya dainellii* zónával korreláló

Conger rhomboidea szublitorális zónába tartozó bátaszéki téglagyár agyagfejtőjéből előkerült Cyprinidae váztöredék képviseli az édesvízi formákat a még mindig brakkvízi körülményeket reprezentáló *Umbrina* (Bátaszék, Kaskantyú-2, Kötcsé, Kurd, Mohács, Paks-3, Pincehely) és *Gobius* (Kötcsé) mellett. A szintén a *Conger rhomboidea* szublitorális zónába tartozó somberek-i feltárásban fordul elő utoljára a „genus aff. *Umbrina*” *kokeni* faj.

A *Prosodacnomya vutskitsi* zónába tartozó dél-magyarországi (Tab, Szekszárd) lelőhelyekről főként juvenilis, határozásra nem alkalmas Scianenidae példányok és *Gobius* került elő.



18. ábra – A nemzetségek és magasabb rendszertani egységek rétegtani elterjedése. (Az egyes kategóriákon belül a taxonok rendszertani sorrendben szerepelnek. A molluszka biozónák lehatárolása Magyar 2010 alapján történt.)

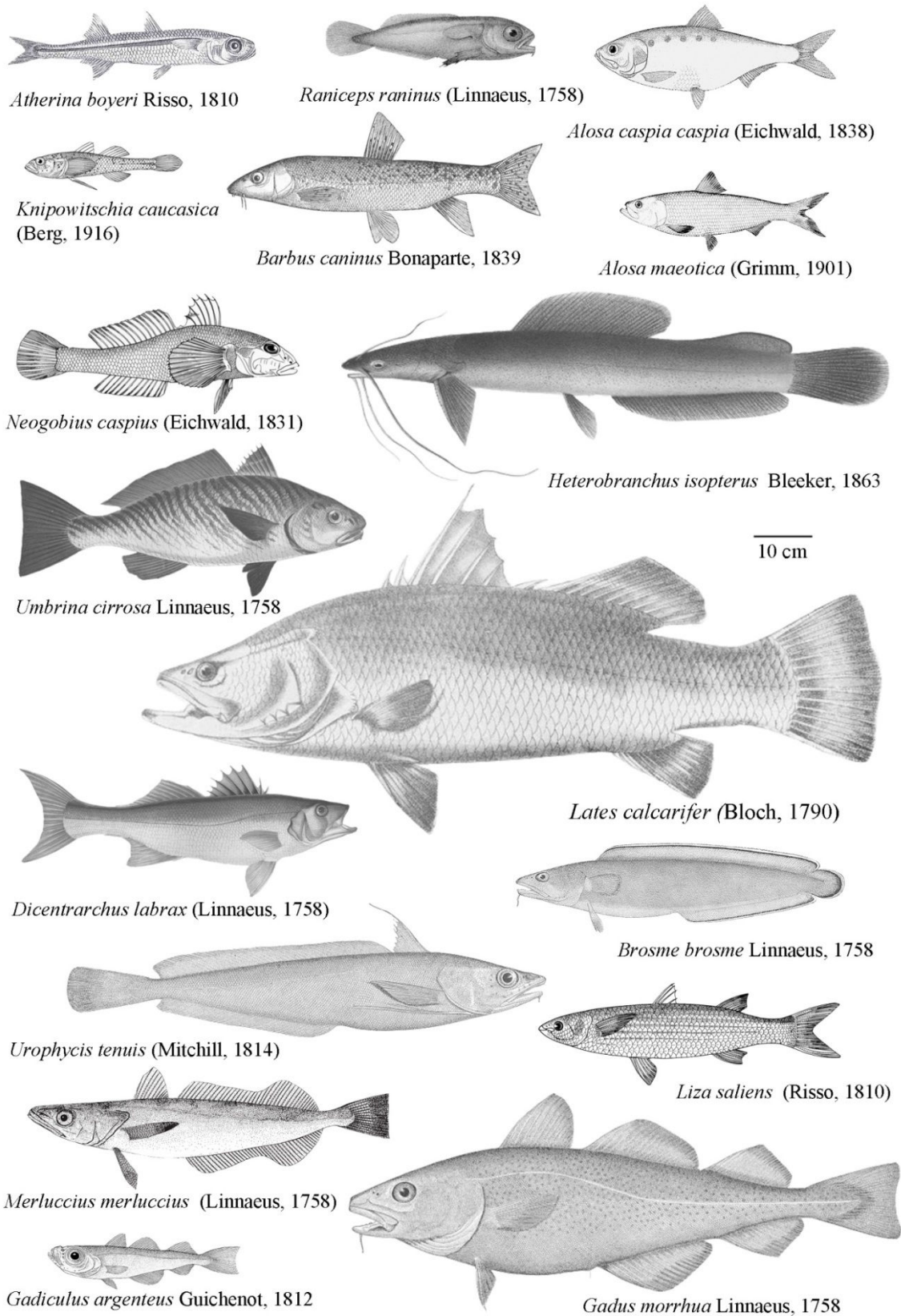
8.3 A pannon-tavi halfauna ökológiai jellemzése

A halak ökológiai jellemzése recens analógiákon alapul. A legtöbb adat a családok ökológiai igényeiről áll rendelkezésre, ugyanakkor egy-egy családon belül széles skálán változhat a fajok élettere, életmódja, tűrőképessége. Éppen ezért a családok ökológiai igényeinek tárgyalásakor egy-egy fajt vagy nemzetséget külön is kiemelek. Igyekeztem a legközelebbi rokonságként feltételezhető mai halfajokat összegyűjteni, mivel a *Pelamycybium* nemzetségen kívül valamennyi pannon-tavi nemzetség ma is él. A 19. ábrán néhány recens példán keresztül próbáltam könnyebben elképzelhetővé tenni, hogyan is nézhetett ki a pannon-tavi halközösség.

Weinfurter 1954-es munkájában Clupeidae otolithokat közölt, Gorjanovič-Kramberger Budapest-Rákosról vázmaradvány alapján új fajt írt le. A Clupeidae-k körülbelül 35 cm testhosszúságú halak, főként gerinctelenekkel táplálkoznak, alkalmanként esetleg kisebb halakkal. A mai Clupeidae-félék tengeri halak, sokuk felúszik az édesvizekbe ívni, s táplálékukat a folyótorkolatok környékén szerzik, így nem kizárt, hogy teljes egészében alkalmazkodhattak egyes fajaik az édesvízi körülményekhez (Froese et Pauly 2013).

Az édesvízi halak legnagyobb családja a Cypriniformes (pontyalakúak) rendjébe tartozó Cyprinidae (pontyfélék) családja. 220 nemzetségébe több mint 2400 faj tartozik, de közülük csak néhány képes elviselni a brakkvízi körülményeket. Jellegzetes garatfogaikkal a kagyló- és csigahéjakat is képesek feltörni. Többségük gerinctelenekkel vagy vízínövényekkel táplálkozik, de egyes fajok az apró halakra, puhatestűekre (mint pl. a *Barbus caninus* Bonaparte, 1839) vagy békálárványokra specializálódtak. A genusokon belül jelentős méretbeli eltérések tapasztalhatók, léteznek közöttük 5 cm-es és 3 m-es halak is.

A Siluridae (harcsafélék) a Siluriformes (harcsaalakúak) rendjéhez tartozó család. Európa és Ázsia mérsékelt övi édesvizeiben élnek, de elviselik a brakkvízi körülményeket is. A Balti- és a Fekete-tengerben, az Aral- és a Kaszpi-tóban is előfordulnak. Éjszakai ragadozók, az aljzat közelében és a vízoszlopban egyaránt vadásznak. Legnagyobb méretű példányaik a 4-5 métert és a 250-300 kg-ot is elérhetik. Az legkorábbi fosszilis Siluridae maradványok a késő-miocénből ismertek (fishbase.org). A *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 faj ma is él Magyarország vizeiben. A *Heterobranchus* nemzetség fajai Afrika nagy folyóiban és tavaiban élnek (Froese et Pauly 2013).



19. ábra –A leggyakoribb pannon-tavi halak feltételezett recens rokonai (a képek a Freshwater and Marine Image Bank adatbázisból – <http://content.lib.washington.edu/fishweb/> – származnak.)

A Gadidae (tőkehalfélék) az Actinopterygii (sugarasúszójúak) osztály Gadiformes (tőkehalalakúak) rendjébe tartozó tengeri család. Főként az északi félteke cirkumpoláris és mérsékelt övi vizeiben fordulnak elő. 22 fajukat 12 genusba sorolták.

Közepes termetű (maximális nagyság 2 m) halak. A *Gadiculus* fajok kisméretű (átlagos testhosszuk 10 cm) mélyvízi bentopelágikus halak, az iszapos aljzaton élnek, rákokkal táplálkoznak és a nagyobb halak zsákmányául szolgálnak. A *Gadus morhua* Linnaeus 1758 (atlanti tőkehal) a legnagyobb képviselője a családnak, átlagos testhossza 1 m, de akár a 2 m-t és a 90 kg-os testtömeget is elérheti. A fiatal egyedek a sekély, 10–30 m mélységű vizeket kedvelik, a kifejlettek mélyebb (30–80 m), hidegebb vizekben tartózkodnak a fenék közelében. Éjszakai ragadozók. A Gadidae-félékhez tartozik a *Merluccius merluccius* (szürke tőkehal) faj is, mely az Atlanti-óceánban közönséges, a Földközi-tengerben pedig szinte egyedüli tőkeféleként terjedt el. Az *Urophycis tenuis* (Mitchill, 1814) és *Phycis blennoides* (Brünnich, 1768) fajok ritkák a Földközi-tenger vizeiben (Froese et Pauly 2013).

A Lotidae (menyhalfélék) Gadiformes (tőkehalalakúak) rendjének családja, de a Gadidae család Lotinae alcsaládjaként is rendszerezik egyes irodalmak. A család tagjai az Atlanti- és a Csendes-óceán, valamint a Jeges-tenger lakói. Egyetlen édesvízi faja ismert, a *Lota lota* (Linnaeus, 1758), amely Észak-Amerika és Európa folyóvizeiben és tavaiban fordul elő (a Kaszpi-tóban is), Ázsiában a Fekete-tengertől egészen a Léna folyóig ismert. A Lotidae-félék fenéklakók, apró gerinctelenekkel, halivadékokkal táplálkoznak. A pannon-tavi fauna szempontjából a *Brosme brosme* (Ascanius, 1772) faj érdekesebb. 20–1000 m-es vízmélységben fordul elő, a sekélyebb vizekben íváskor gyakori. Táplálékát, az apró gerincteleneket a fenéken keresi, bentosz halfaj, feltételezhetően ez a legközelebbi recens rokona a *Brosmius* név alatt leírt szarmata és pannóniai fosszilis fajoknak.

Az Atheriniformes (kalászhalakúak) rendbe tartozó Atherinidae (kalászhalfélék) család tagjai a trópusitól a mérsékelt övig terjedő normál sótartalmú tengerek lakói. 165 fajának közel egyharmada édesvizekben él. Az *Atherina boyeri* Risso, 1850 faj partmenti, homokos aljzaton, folyótorkolatokban, brakkvizű lagúnákban fordul elő 0–100 m vízmélységben. Kedveli a nyugodt vagy lassú folyású vizeket. Az Atlanti-óceán keleti részén és a Földközi-tengerben elterjedt. Egy-egy alfaja él a Fekete-tengerben és a Kaszpi-tóban, de a környező édesvizekbe is felúszik. Ragadozó, gerinctelenekkel táplálkozik (Coad 2013, Froese et Pauly 2013).

A Moronidae (farkassügérfélék) a Perciformes (sügéralkatúak) rendhez tartozó család, 6 fajt 2 genusba sorolták. Ismertek az Atlanti-óceánban, Európa nyugati partvidékén Norvégiától Marokkóig, a Földközi-tengerben és a Fekete-tengerben, de élnek édesvizekben is (Észak-Amerika). A Kaszpi-tóban nem, de a Fekete-tengerben előfordulnak. Az aljzat közelében élnek, kisebb halakkal, rákokkal, puhatestűekkel táplálkoznak. Weinfurter 1954-ben leírt *Labrax (Morone) serrata* fajának legközelebbi recens rokonsága feltételezhetően a *Dicentrarchus (Morone) labrax* (Linnaeus, 1758). Az Európa partjai mentén élő halfaj falánk ragadozó, brakkvízi körülmények között is megél, a nyugat-balkáni térségben az édesvizeket is felkeresi.

A Percidae (sügérfélék) édes és brakkvízi környezetben élő halak. A *Perca fluviatilis* átlagosan 25 cm-re megnövő ragadozó. Folyóvizekben és tavakban él, de az esztuáriumokba is behatol.

A Sparidae a Perciformes rend családjába. Főként mérséklet övi és trópusi sekélytengerek lakói. A Sparidae-félék recens képviselői partközeli vizekben az aljzat közelében élnek, nem mutatnak túl nagy érzékenységet a brakkvízzel szemben és a nagyobb folyókat is felkeresik esetenként. Ragadozók, leginkább puhatestűekkel táplálkoznak. Jellemző rájuk a durofág táplálkozásmód, erős, kavicsszerű fogaik révén ismertek a pannon-tavi üledékekből. 35 genusuk 112 fajt számlál.

A Pannon-tó üledékéből leggyakrabban (53%) előkerülő halmaradványok a Perciformes (sügéralkatúak) rend Sciaenidae (árnyékhalfélék vagy dobolóhalfélék) családjához tartozó *Umbrina* fajok. A Sciaenidae monofiletikus taxon. A család tagjai eurihalin, trópusi, szubtrópusi, mérsékelt égövi környezetben, főként esztuáriumok környékén, parti mocsarakban, öblökben élnek. Legmélyebb előfordulásuk 600 m körüli. Fenéklakó ragadozók, szerepük kulcsfontosságú az esztuáriumok ökoszisztémájában. Többségük normál sótartalmú tengerek lakója, előfordulnak mind az Atlanti-, a Csendes-, és az Indiai-óceán nyugati részének vizeiben. Elenyésző hányaduk él csak brakkvízi környezetben közvetlenül a folyótorkolatokban, illetve édesvizekben (Dél-Amerikában) (Froese et Pauly 2013). A Sciaenidae családnak közel 270 faja ismert (Carnevale et al. 2006b, Lovejoy et al. 2006, Nolf 1985). Jellegzetességük, hogy úszóhólyagjukkal vagy garatfogaikkal hangot adnak, melynek a fajtársak felismerésében illetve párzáskor van jelentősége. Éppen ezért testméretükhöz (1–1,5 m) képest igen nagy és hajlott a sagittalis hallókövük: átlagosan 0,8–1,5 cm, hogy a fajtársak által kiadott hangokat minden irányból jól érzékeljék. Az *Umbrina* genus fajai a sekélyebb, 20–300 méteres vízmélységben élő 50–70 cm-re megnövő 10–

15 kg tömeget elérő halak. Az *Umbrina cirrosa* (Linnaeus, 1758) kifejlett egyedei a partmenti vizekben (0–100 m vízmélység), míg a fiatalabbak a folyótorkolatokban élnek.

A Gobiidae család a tengeri halak egyik legnagyobb családja, szintén a Perciformes (Sügéralakúak) rend tagja. A Gobiidae-k meglehetősen tágtűrűsű (euriök) formák, egyaránt előfordulnak tengeri, csökkentsósvízi és édesvízi környezetben is. Kistestű halak (15–50 cm), leginkább a sekélytengerek, korallzátonyok lakói, kedvelik a dús vegetációjú homokos vagy iszapos aljzatot. Endemikus fajai élnek a Fekete- és az Azovi-tenger, valamint a Kaszpi-tó esztuáriumában és lagúnáiban, illetve az ezeket körülövező folyórendszerekben. Kisebb halakkal, rákokkal, puhatestűekkel, lárvákkal táplálkoznak (Froese et Pauly 2013, www.species-identification.org). Ide tartozik a *Knipowitschia caucasica* (Berg, 1916) és a *Neogobius caspius* (Eichwald, 1831) faj. Mind a *Knipowitschia*, mind a *Neogobius* — számos egyéb Gobiidae taxonnal együtt — szarmata endemikus forma, az izolálódott pontokaszpi medencékben fajcsoportjaik fejlődtek ki (Coad 2013). Számos, sok esetben tisztázatlan rendszertani helyzetű *Gobius* faj került elő a pannóniai üledékekből, nem kizárt, hogy alakgazdagságuk fajcsoportok kialakulásának az eredménye.

Koch 1904-ben Beočinból publikált egy új *Lates* fajt, a *Lates pliocenicus*-t. A Latidae család a Perciformes rend tagja. A recens *Lates calcarifer* (Bloch, 1790), közismert nevén barramundi (19. ábra) trópusi indopacifikus elterjedésű, átlagosan 150–200 cm/60 kg nagyságot elérő sügér szerű ragadozó hal. Kedveli a sekély partmenti vizeket (átl. 10–40 m), esztuáriumokat, egyaránt előfordul tengeri, csökkentsós és édesvízi környezetben (pl. a Gangeszben vagy ausztráliai folyók vizeiben), de alapvetően folyókban él és ívni jár a torkolatvidékekre. A kelet-afrikai hasadékvölgy szinte valamennyi tavának megvan a saját endemikus *Lates*-faja: a *L. longispinis* a Rudolf-tóban, a *L. macrophthalmus* az Albert-tóban, a *L. microlepis* és a *L. stappersii* a Tanganyika-tóban, a *L. niloticus* Közép- és Kelet-Afrika nagy folyóiban fordul elő endemikusan. A genus típusfaja a *Lates niloticus* (Linnaeus, 1758), a nílusi sügér (Froese et Pauly 2013).

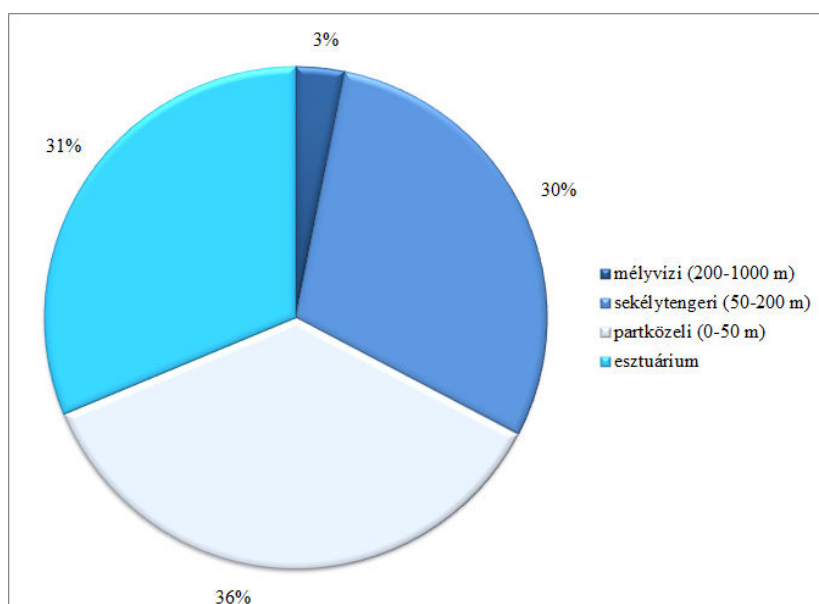
A Scombridae (makrélafélék, Perciformes) családja 15 genust és 55 fajt számlál. Legismertebb tagjai a tonhalak és a bonítók. Pelágikus ragadozók, a trópusi és mérsékelt övi tengerekben, normál- és csökkentsósvízi környezetben világszerte elterjedtek. Legtöbbjük rajokban él. Kistestű fajaik inkább a partközeli vizeket népesítik

be, zooplanktonnal, tengeri gerinctelenekkel, halivadékokkal táplálkoznak (Myers et al. 2013). A *Pelamycybiium* kihalt genus képviseli ezt a csoportot a pannon-tavi üledékben.

A Mugilidae család tagjai a mérsékelt és trópusi tengerek lakói, de gyakran előfordulnak brakkvízi körülmények között is, ahol az iszapos-homokos aljzaton bőséges táplálékot találnak. A *Liza saliens* (Risso, 1810) recens faj a Földközi-, Fekete- és Azovi-tenger lakója, de újabban megjelent Irán vizeiben és a Kaszpi-tóban is (Coad 2013).

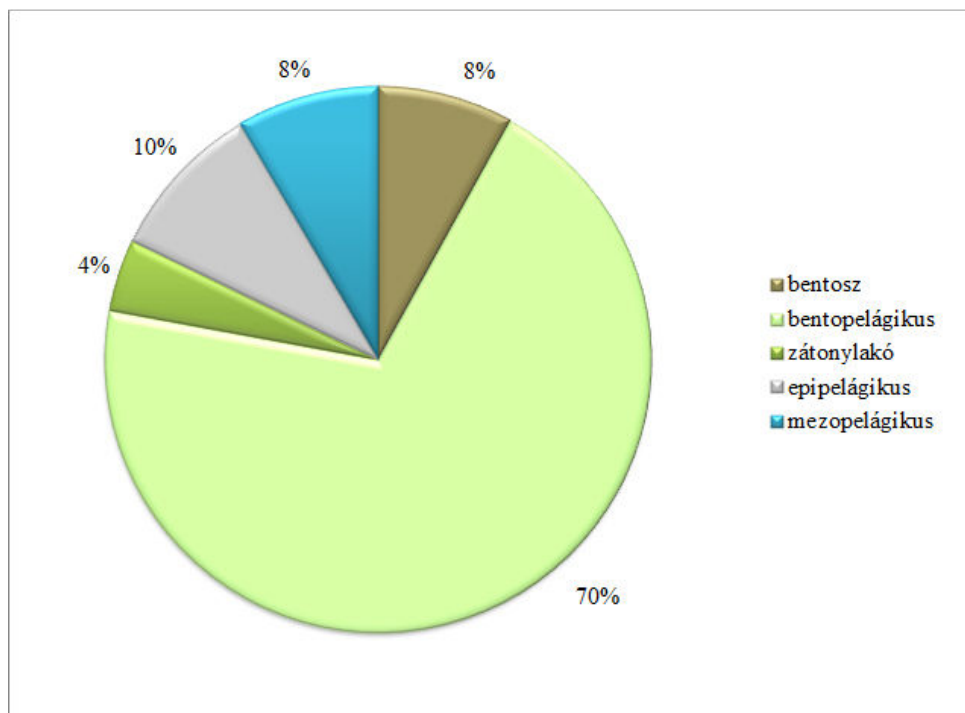
A Soleidae (nyelvhal-félék) a Pleuronectiformes rend családjába tartozik. A bentosz *Solea* genus maradványai neritikus és sekélytengeri üledékekből ismertek. Sekély, homokos iszapos aljzatú parti vizekben bentosz gerinctelenekre, elsősorban rákokra vadászik. Jellegzetességük az életmódjukból következő sajátosan aszimmetrikus koponyájuk (Froese et Pauly 2013).

A genusok és családok ökológiai igényeit figyelembe véve, a pannon-tavi halak leginkább a partközeli (36 %) területeket és a folyótorkolatok környékét (31 %) népesítették be (20. ábra). A Sciaenidae-féléken kívül a Cyprinidae, Gobiidae család képviselő is kedvelik az elegyes vizű, tápanyagban gazdag esztuáriumok környékét. Kifejezetten mélyvízi taxon csupán néhány akad (3 %), mint például a Scombridae-félék kihalt genera, a *Pelamycybiium*, vagy a Clupeidae-k közé tartozó *Alosa*, illetve a Lotidae-k közé tartozó *Brosme* (*Borsmius*).

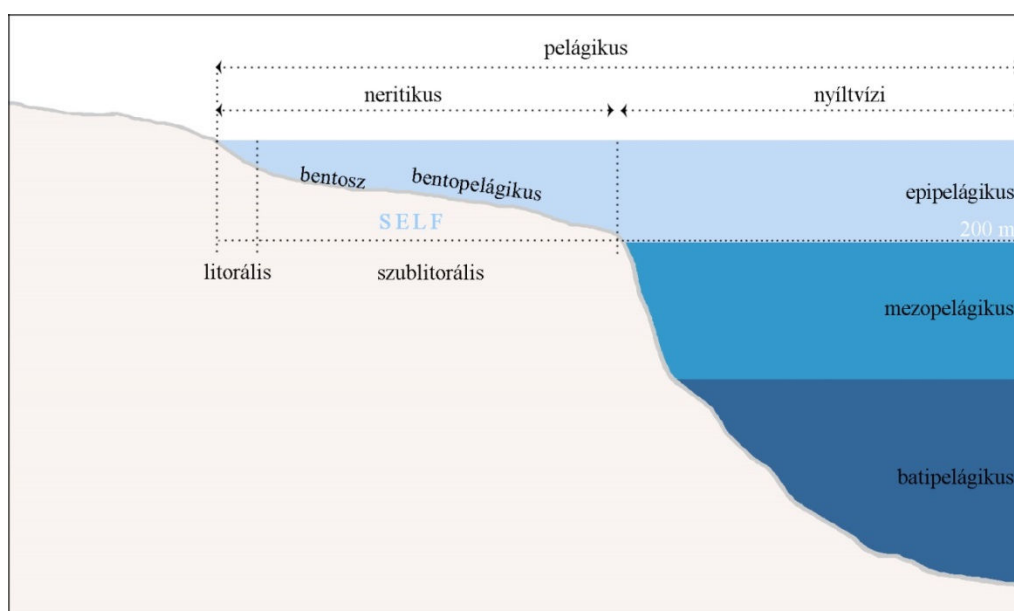


20. ábra – A genusok élettér szerinti megoszlása.

Életmódjuk szerint az ún. bentopelágikus halak dominálnak (70 %, 21. ábra). Ezek a halak az aljzat közelében élnek (angol kifejezéssel 'demersal'), de a bentosz halakkal ellentétben az aljzattal közvetlenül nem érintkeznek. Az epipelágikus fajok a „self” fölötti fotikus zóna lakói (22. ábra). A zátonylakók az ökológiai igények nemzetség szintű értékelése révén kerültek fel a diagramra.

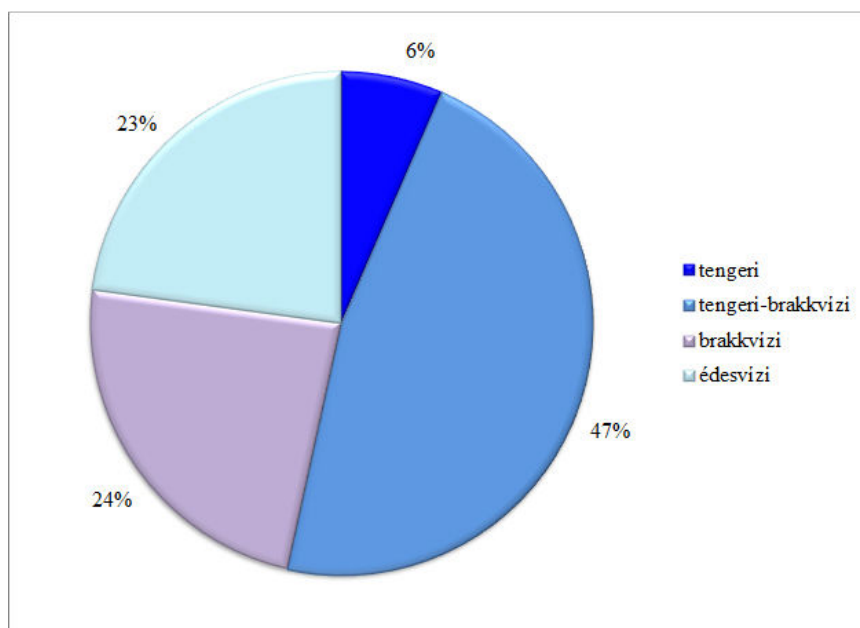


21. ábra – A genusok megoszlása életmódjuk szerint.

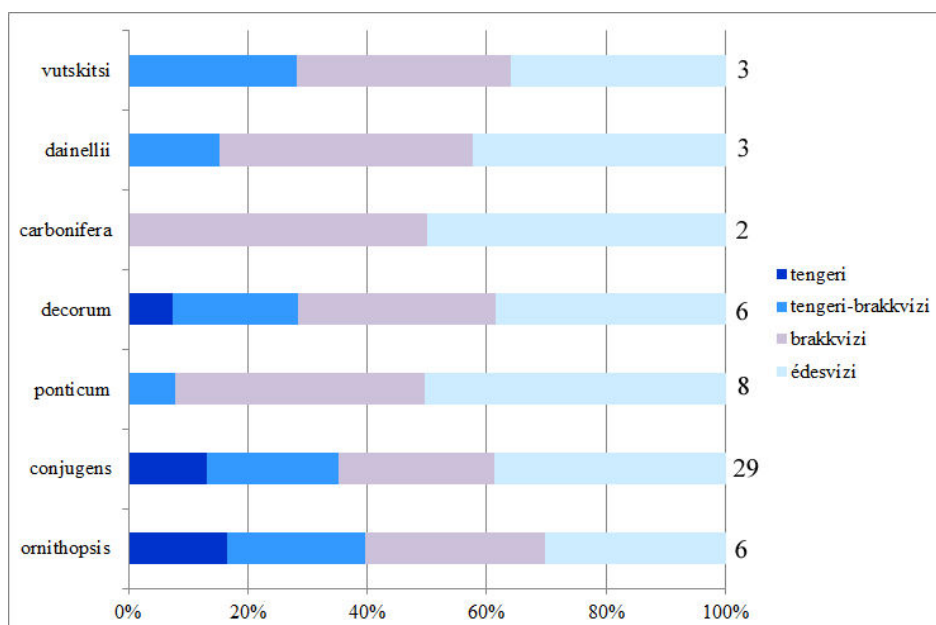


22. ábra – Vízi életterek zonációja.

A sótartalmat tekintve az eurihalin fajok jellemzőek. A normál és csökkent sótartalmat egyaránt elviselő taxonok aránya 47 % (23. ábra). A fauna közel egynegyede brakkvízi környezetet kedvelő, tengeri eredetű forma. Az édesvizekből bevándorlók aránya 23 % a teljes pannóniaira becslve.

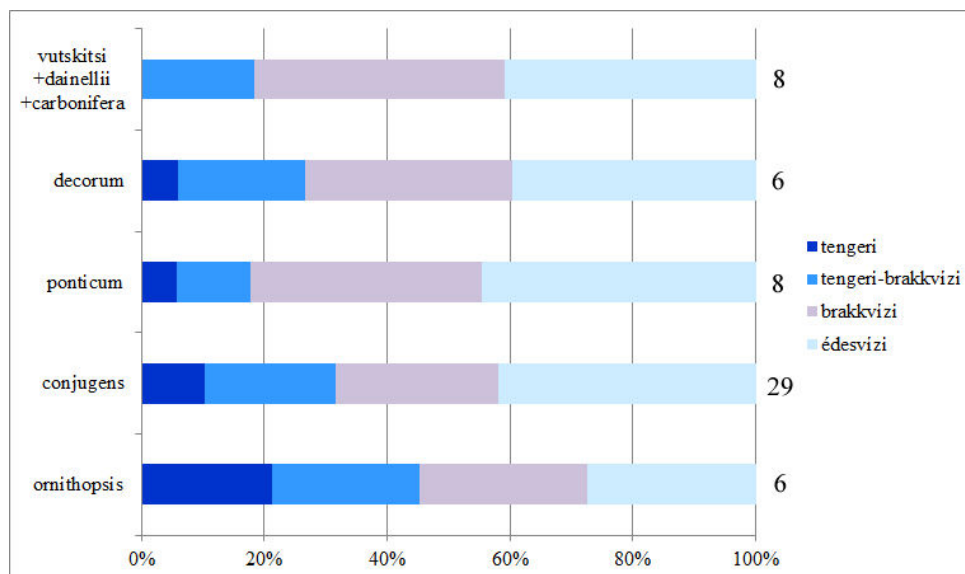


23. ábra – A halak sótűrés szerinti megoszlása.



24. ábra – A taxonok sótűrés szerinti megoszlása a litorális molluszkabiozónák szerint.

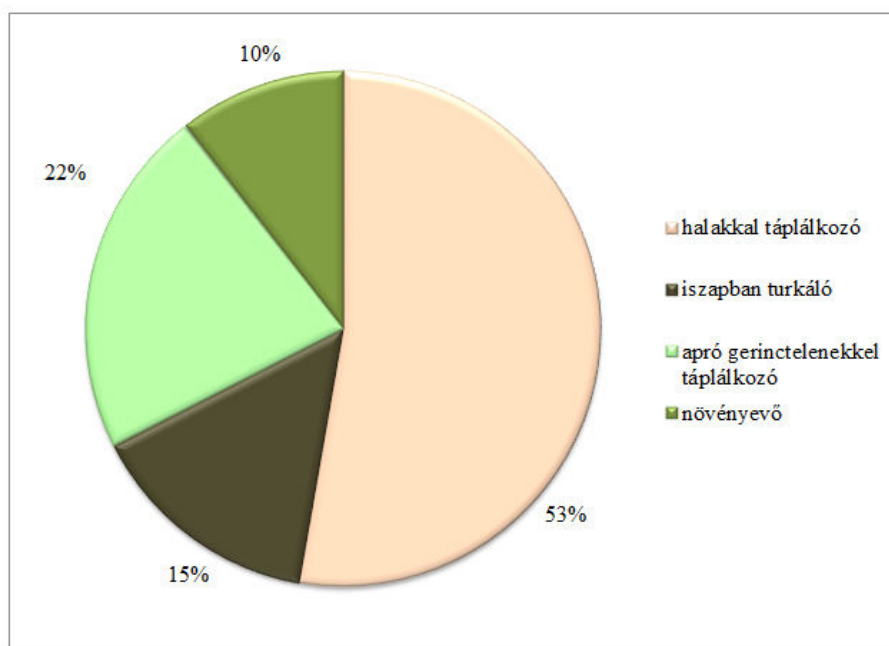
A sávok végén szereplő számok a taxonszámot jelentik.



25. ábra – A taxonok sótűrés szerinti megoszlása a litorális molluszká biozónák szerint. A legfiatalabb biozónák (vutskitsi + dainellii + carbonifera) adatait összevontan értékeltem. A sávok végén szereplő számok a taxonszámot jelentik.

A rétegtani elterjedés szerinti megoszlást bemutató ábrán (18. ábra) tüntettem fel, hogy az egyes taxonok milyen sótartalmú vizekben éltek. A 24. ábrán az egyes genusok sótűrés szerinti megoszlásának időbeli változását mutatom be. A minták (mind zónánkénti, mind taxononkénti) méretbeli különbségei miatt óvatos értékelést lehet csak adni. A 25. ábrán a legfiatalabb zónák adatait összevontan ábrázoltam. A tengeri eredetű eurihalin taxonok végig jelen vannak az üledékben, viszont úgy tűnik, hogy a normál sótartalmat preferáló formák teljesen eltűntek a Pannon-tóból a pannóniai végére.

A 26. ábra a táplálkozás szerinti megoszlást mutatja. Meglepő, hogy milyen nagy (53%) a kifejezetten halakkal táplálkozó, illetve ragadozó formák aránya. Igaz, ez az érték abból következik, hogy a halakkal is táplálkozó Sciaenidae-k uralják a faunát. A nagytermetű ragadozó halak (*Heterobranchus*, *Pelamycybium*) zsákmányát a kistermetű Gobiidae, Gadidae, *Atherina*, *Alosa* fajok szolgáltathatták. A második leggyakoribb (22%) táplálkozásmód a gerinctelenekkel táplálkozóké, melyek között előfordulnak a durofág, jellegzetesen kavicsszerű fogakkal bíró formák. 15%-kal az iszapban turkálók, 10%-kal a növényevők képviseltetnek.



26. ábra – A halak táplálkozás szerinti megoszlása.

8.4 Az édesvízi összletek halfaunája

Az édesvízi összletek két csoportba sorolhatók: az egyik a pannon-tavival egyidejű üledékképződés során, a tó visszahúzódása által már elhagyott területeken lerakódott folyóvízi üledékek csoportja, melyek a Bécsi-medence feltárásaiból ismertek. Ide tartoznak a Götzendorf, Stixneusiedl és Eichkogel környékén feltárt késő-pannóniai üledékek. Érdekességük, hogy mindhárom lelőhelyről ismertek tengeri-brakkvízi formák is: Götzendorf esetében feltételezhető, hogy a tengeri-brakkvízi fajok hallókövei a feltárás idősebb, míg az édesvízi fajok fog- és csontmaradványai a fiatalabb, már folyóvízi üledékeiből kerültek elő. Stixneusiedl rétegeit is fluviális eredetűnek tartja a szakirodalom, a hallókövek azonban tengeri-brakkvízi fajoktól származnak (*Aphanius*, *Gobius*, „genus *Atherinidarum*”, „genus aff. *Umbrina*”). Ez azt jelenti, hogy ezek a formák alkalmazkodtak a teljesen kiédesedett környezethez, hasonlóan az eichkogeli édesvízi fauna *Gobius* fajaihoz.

A másik csoportot a Pannon-tó üledékképződésének utolsó stádiuma után, a feltöltődést követően a Pannon-medence déli részén lerakódott, már teljesen édesvízi, tavi-folyóvízi üledékes összletek jelentik, melyeket „paludinás rétegek” néven ismerünk. A „paludinás rétegek” az egykori Szlavóniai (Szlavón)-tóban rakódtak le, halmaradványok Sibinj (Horvátország) és Čerevič (Szerbia) feltárásaiból ismertek.

A pannóniai idősebb rétegei közül az édesvízinek tartott rudabányai lelőhelyről került elő az *Alosa sculptata* (Weiler, 1920) tengeri fajhoz hasonló hal maradványa. A matascheni rétegek halfaunája vegyes összetételű. Az otolithok csökkent sótartalomhoz adaptálódott közösséget mutatnak, míg az izolált csontmaradványok és artikulált csontvázak az esetek túlnyomó többségében kifejezetten édesvízi fajokhoz tartoznak (6. táblázat).

név	kor	lelőhely	O	F	Cs	irodalom
<i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	pannóniai H	Eichkogel (Mödling, Ausztria)			1	Thenius 1951
Pisces indet. (<i>Heterobranchus</i> ?)	pannóniai H	Eichkogel (Mödling, Ausztria)			2	Thenius 1951
<i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	pannóniai H	Eichkogel (Mödling, Ausztria)	1			Weinfurter 1950
<i>Gobius</i> cf. <i>vicinalis</i> Koken	pannóniai H	Eichkogel (Mödling, Ausztria)	1			Weinfurter 1950
<i>Gobius pretiosus</i> Prochazka	pannóniai H	Eichkogel (Mödling, Ausztria)	1			Weinfurter 1950
<i>Gobius pretiosus</i> Prochazka	pannóniai H	Eichkogel (Mödling, Ausztria)	1			Weinfurter 1950
<i>Leuciscus</i> sp.	pannóniai H	Eichkogel (Mödling, Ausztria)		1		Weinfurter 1950
<i>Perca edlaueri</i> n. sp.	pannóniai H	Eichkogel (Mödling, Ausztria)	1			Weinfurter 1950
<i>Umbra praekrameri</i> n. sp. = <i>Palaeoesox praekrameri</i>	pannóniai H	Eichkogel (Mödling, Ausztria)	1			Weinfurter 1950
<i>Palaeocarassius</i> sp. = <i>Barbus</i> ("Bertinius") <i>vindobonensis</i> Böhme, 2002	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)		1	1	Gaudant 1994
Familiae incertae ? Sciaenidae	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)			18	Gaudant 1994
aff. <i>Umbrina</i> sp.	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)			4	Böhme 2002
<i>Barbus</i> ("Bertinius") <i>vindobonensis</i> n. sp.	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)		51	2	Böhme 2002
<i>Barbus</i> ("Luciobarbus") <i>subtruncatus</i> Münster, 1842	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)			1	Böhme 2002
<i>Cobitis martinii</i> nov. sp.	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)			3	Böhme 2002
<i>Cobitis</i> nov. sp.	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)			1	Böhme 2002
<i>Heterobranchus austriacus</i> Thenius, 1952	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)			11	Böhme 2002
<i>Scardinius haueri</i> (Münster, 1842)	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)		27	3	Böhme 2002
<i>Silurus</i> nov. sp.	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)			24	Böhme 2002
<i>Tinca</i> sp.	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)		10	1	Böhme 2002
Gobiidae indet., juv.	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)			1	Böhme 2002
"genus aff. <i>Umbrina</i> " aff. <i>kokeni</i> (Schubert, 1902)	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)	32 0			Brzobohatý 1992
"genus aff. <i>Umbrina</i> " <i>kokeni</i> (Schubert, 1902)	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)	14 9			Brzobohatý 1992

név	kor	lelőhely	O	F	Cs	irodalom
"genus aff. <i>Umbrina</i> " sp., juv.	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)	2			Brzobohatý 1992
Sciaenidae indet.	pannóniai F	Götzendorf (Ausztria)	4			Brzobohatý 1992
"genus aff. <i>Umbrina</i> " sp., juv.	pannóniai F	Stixneusiedl (Ausztria)	21			Brzobohatý 1992
"genus <i>Atherinidarum</i> " sp.	pannóniai F	Stixneusiedl (Ausztria)	1			Brzobohatý 1992
<i>Aphanius</i> (<i>Aphanius</i>) <i>chios</i> Malz, 1978	pannóniai F	Stixneusiedl (Ausztria)	12			Brzobohatý 1992
<i>Aphanius</i> sp. 1 cf. <i>A. sickenbergi</i> Menzel & Becker-Platen, 1981	pannóniai F	Stixneusiedl (Ausztria)	1			Brzobohatý 1992
<i>Aphanius</i> sp. 2 cf. <i>A. crassicaudus</i> (Agassiz, 1884)	pannóniai F	Stixneusiedl (Ausztria)	1			Brzobohatý 1992
Gobiidae indet., juv.	pannóniai F	Stixneusiedl (Ausztria)	27			Brzobohatý 1992
<i>Gobius</i> sp., aff. <i>G. dorsorostralis</i> Weinfurter, 1954	pannóniai F	Stixneusiedl (Ausztria)	6			Brzobohatý 1992
<i>Alosa</i> cf. <i>sculptata</i> (Weiler, 1920)	kora-pannóniai	Rudabánya, Ruda-hegy			1	Gaudant 1989
Sciaenidae indet.	pliocén	Sibinj, "paludinás rétegek" (Horvátország)	1			Gorjanović-Kramberger 1891
<i>Barbus</i> sp. ?	pliocén	Čerevič, „paludinás rétegek” (Szerbia)		1		Koch 1904
Cyprinoidae indet.	pliocén	Čerevič, „paludinás rétegek” (Szerbia)		3		Koch 1904
<i>Esox</i> sp.	pliocén	Čerevič, „paludinás rétegek” (Szerbia)		3		Koch 1904

6. táblázat – az édesvízi összletek taxonjainak összefoglaló listája.

8.5 Geokémiai eredmények

Kísérletképpen három dobai *Umbrina* cf. *subcirrhosa* példányt katódlumineszcens mikroszkópos és Raman spektroszkópos vizsgálatoknak vetettünk alá (Kern et al. 2012). Ismerve az otolithok koncentrikus gyűrűkből felépülő belső szerkezetét arra voltunk kíváncsiak, hogy meddig élhettek ezek a halak. A példányok epoxi gyantába ágyazásával orientált vékonycsiszolat készült. Keresztmetszetben vizsgálva a hallókő nucleusa köré váltakozva opak és fényáteresztő rétegek rakódnak. Az opak sávok télen képződnek, ezek fehérjeanyagúak, míg nyáron inkább karbonát válik ki, aragonit formájában. Az aragonitkristályok hossz tengelyükkel sugárirányban rakódnak le a gyűrűkben. A gyűrűkötegek kialakulásának alapja a hal növekedése és a növekedési szünetek váltakozása. A napi növekedési ritmusban lerakódó, táplálékfüggő vékony sávok megjelenését az aragonit és a fehérjemátrix aránya határozza meg. Az ezekből összeálló nagyobb kötegek éves ritmicitást mutatnak, melyek kialakulására különböző

fiziológiai és környezeti tényezők hathatnak, úgymint a párzás, az éhezés, a hosszan tartó hideg tél, a sótartalom változása stb.

A vizsgálatok kimutatták, hogy 6, 7 és 16 éves egyedektől származtak a hallókövek. Az aragonit szerkezetéből kiderült, hogy a hallókövek nem szenvedtek diagenetikus változást, alkalmasak további geokémiai (nyomelem, izotóp) vizsgálatokra, így a bentosz formák vázmaradványai mellett nektonikus szervezetek geokémiai elemzését is felhasználhatjuk az őskörnyezeti értékelésekhez a megfelelő módszer kidolgozását követően.

8.6 *A pannon-tavi halfauna endemizmusa*

Az irodalmi adatok áttekintése és az otolith-együttes alapján készített 8.1 fejezet összesítő táblázatában (5. táblázat) kiemelésre kerültek a biztosan endemikusnak mondható pannon-tavi halfajok. Azokat a fajokat tekintettem endemikusnak, melyek kizárólag a Pannon-tó üledékeiből ismertek és egynél több lelőhelyről kerültek elő. Ez mindösszesen 8 faj. Ha azokat a fajokat is hozzávettem, amelyek csak egy lelőhelyről kerültek elő, 22 fajt kaptam. Az első esetben ez 15 %-os, a második esetben 40 %-os endemizmust jelent. Ezt az arányt növeli, ha hozzátesszük az *Umbrina cirrhosoides* Schubert, 1902 faj feltételezett adaptív radiációjával létrejövő két új formát (44 %). A Sciaenidae hallókövek morfológiai bélyegeinek megfigyelésekor arra a következtetésre jutottam, hogy a már a badeniből is ismert *U. cirrhosoides* fajból alakult ki egy megnyúlt hallókövel (*Umbrina* aff. *cirrhosoides*) és egy lekerekített hallókövel (*Umbrina* aff. *cirrosa*) jellemezhető forma. Az otolithokból nyert ismeretek alapján az *Umbrina*-félékre jellemző a fajon belüli változékonyság, éppen ezért nehéz kijelölni a fajok közötti határokat. A változó környezethez jól alkalmazkodó csoport (ezt mutatja a recens fajok széles elterjedési területe) korán dominánssá válhatott a faunában, alkalmazkodóképessége genetikailag lehetővé tette az átmeneti formák kialakulását is. Feltételezésemet alátámasztja, hogy Mataschen 11,5 millió éves faunájában Brzobohatý (in Schultz 2004) 2 nemzetség 7 formáját különítette el, legtöbbször a bizonytalanságot (confer, affinis) jelölve. Sajnos nem ábrázolta a példányokat, de valószínűleg átmeneti formákról lehet szó, vagyis a Sciaenidae-k már a pannóniai elején nagy diverzitást érthettek el.

A Sciaenidae formák hosszú idejű, izolált fejlődését feltételezi Pană és Pană (1978) a Dáciai-medence pliocén rétegeinek vizsgálatai, illetve Bannikov (Bannikov 2013) a Taman-félszigetről származó késő-meóti halmaradványok alapján. Pană megfigyelései különösen érdekesek, mivel ő is megfogalmazza, hogy a paratethysi közös ősből két „csoport” alakult tovább, az egyik megnyúlt, a másik lerövidült, legömbölyödő hallókövekkel. Pană a *Sciaena ovata* (Koken, 1891) fajt véli a közös ősnak és ebből a fajból vezeti le ismétlődő izolációval magyarázva a Dáciai-medence *Corvina* fajainak (*dacica*, *dobrogiaca*, *rumana*) kialakulását. A *C. rumana* és *C. dacica* fajok az ábrázolásokat tekintve juvenilis példányok alapján, elégtelenül lettek kijelölve, ezért Nolf (1985) és Schwarzhans (1993) véleményét maradéktalanul el kell fogadnunk, hogy bár a neveik érvényesek, ezekre az adatokra nem támaszkodhatunk. A *C. dobrogiaca* körvonala és a belső oldalának képletei alapján nagyon hasonlít a tatai és dobai *Umbrina* aff. *cirrosa* példányokhoz, a típusanyag összehasonlítása nélkül azonban ennél többet nem lehet róla mondani. A dáciai hallókövek külső oldala mindenestre jóval díszítettebb, mint a pannon-taviaké, sokkal inkább hasonlítanak a recens *Umbrina cirrosa* változatosan díszített külső oldalához.

8.7 Összehasonlítás a *Paratethys* egyéb eurihalin faunáival

A Kaszpi-tó története párhuzamos a Pannon-tó történetével, éppen ezért a pannontavi halfauna fejlődésének megértéséhez a Kaszpi-tó faunájának megismerése segítséget nyújthat. A *Paratethys* bezáródása során, az Alp-Himalájai hegyvonulat kiemelkedéséhez kapcsolódóan az Arábiai-lemez és Ázsia kollíziója révén elkülönült a Fekete-tenger és a Kaszpi-tó déli része. A késő-pontusiban a déli medencerészt kettéosztotta egy kiemelkedés, elkülönítve a mai középső és déli részmedencéket (Dumont 1998). A Kaszpi-tó vízszintje a Fekete-tengertől való izolációt követően, a pontusi legvégétől fokozatosan, de nem egyenletesen csökkent. A Kaszpi-tó legnagyobb kiterjedését ~3,2 millió éve, az akchagili korszak alatt érte el, sótartalma csökkent, valamint ismét összekötetésbe kerülhetett a Fekete-tengerrel és észak felé is jelentős területeket borított el. A tektonikus mozgások hatására a vízszint folyamatosan ingadozott, a következő nagyobb vízszint-emelkedés a plio-pleisztocén határon, az apsheroni transzgresszió során következett be (van Baak et al. 2013). Ekkortól kezdve azonban a víz mennyisége folyamatosan csökkent, a jégkorszakot követő jelentős

vízbeszállítódás ellenére — észak felől a Volga által, illetve a környező hegyvidékek gleccsereinek olvadékvize által — időszakosan sem emelkedett. A történelmi korok transzgressziós eseményei az Amu-Darja periodikus változásaival korrelálnak. Ma a Kaszpi-tó partjára települt városok egyik legnagyobb gondja, hogy a tó vízszintje ismét emelkedik (Dumont 1998).

A Kaszpi-tó és a Fekete-tenger faunája főként a Mediterráneum eurihalin csoportjaitól származtatható. A meóti során sekélytengeri környezetben, tengeröblökben és lagúnákban fejlődtek ki azok az endemikus fajok, amelyek benépesítették az ekkor még összefüggő medencéket. A sótartalom 13–18 ‰ között lehetett (Popov et al. 2006). A semimarin faunát a sótartalom további csökkenésével brakkvízi közösség váltotta fel a késő-meótira, ekkorra az ionösszetétel is a mai Kaszpi-tavihoz hasonlóvá válhatott. A pontusi elején jelentkező transzgresszió további szalinitás-csökkenéssel járt (5–8 ‰). A pontusi legvégére datálható regressziós esemény végleg elkülönítette a Kaszpi-medence faunáját.

Ma a Kaszpi-tóban élő endemikus fajok aránya eléri a 80%-ot (Dumont 1998). Mind az 5 Acipenseridae és 35 Gobiidae faj endemikus, a Clupeidae fajok közül 18 csak itt fordul elő vagy a Fekete-tengerrel közös faunaelemek. A Kaszpi-tavi élővilág jellegzetessége, hogy eurihalin fajok alkotják, az édesvízi eredetű formák a magasabb sótartalmat, a tengeri eredetűek az alacsonyabbat tolerálják egészen 13 ezrelékig. A víz kemizmusára érzékeny formák, mint például a fejlábúak, tüskésbőrűek vagy a nyílférgek teljesen hiányoznak a közösségből.

A 7. táblázatban a pannon-tavi üledékekből megismert nemzetségeket hasonlítottam össze a Kaszpi-tó (Bogutskaya & Naseka 2006) és a Fekete-tenger (Keskin 2010a) mai faunájával. Az összehasonlításból kiderül, hogy a ma a Kaszpi-tóban élő genusok főként az egykori pannon-tavi üledékekre települt édesvízi összletekből kerülnek elő. A dolgozatban bemutatott, tengeri-brakkvízi taxonok közelebbi rokonait többségében a fekete-tengeri fauna atlanti-mediterrán elterjedésű nemzetségei között találjuk. A Fekete-tengerben endemikus fajokkal képviselt taxonok a Clupeidae és Gobiidae családokhoz tartoznak. A pannon-tavi üledékekből a Clupeidae-félék vázmaradvány és otolithok által ismertek, a Gobiidae-félék azonban a pannon-tavi otolithok alapján a fekete-tengeri és kaszpi-tavi faunákban tapasztaltakhoz hasonlóan szintén egy diverz, éppen ezért taxonómiai bizonytalanságokkal terhelt csoportot képeznek.

Család	Genus	Pannon-tó	pannóniai édesvízi összlet	Kaszpi-tó, recens (Bogutskaya & Naseka, 2006)	Fekete-tenger, recens (Keskin, 2010a)	Keleti-Paratethys					
						Jereván, kersoni (10,5-9,5 Ma) (Vasilyan et al. 2009)	Tabrizi-medence, meóti (8,6 Ma) (Reichenbacher et al. 2011)	Morskaya 2, Azovi-tenger meóti vége (Titov et al. 2006)	Taman-félsziget, késő-meóti (Bannikov 2013)	Buzau, meóti, meóti-dáciai (Pană 1965)	Dobruzsza, dáciai (Pană 1977)
Clupeidae Cuvier, 1816	<i>Alosa</i> Linck, 1790	+	+	+	+						
	<i>Clupea</i> Linnaeus, 1758	+				+				+	
Cyprinidae Fleming, 1822			+	+	+		+	+			
Cyprinidae Fleming, 1822	<i>Barbus</i> Cuvier, 1816	+	+	+							
	<i>Luciobarbus</i> Heckel, 1843		+	+							
	<i>Carassius</i> Jarocki, 1822		+	+	+						
	<i>Abramis</i> Cuvier, 1816			+				+			
	<i>Leuciscus</i> Cuvier, 1816		+	+	+		+	+			
	<i>Rutilus</i> Rafinesque, 1820		+	+				+			
	<i>Scardinius</i> Bonaparte, 1837	+	+	+	+		+	+			
	<i>Tinca</i> Cuvier, 1816		+	+				+			
Cyprinodontidae Gill, 1865	<i>Aphanius</i> Nardo, 1827	+	+			+	+				
Cobitidae Swainson, 1839	<i>Cobitis</i> Linnaeus, 1758		+	+	+						
	<i>Misgurnus</i> La Cepède, 1803			+							
Siluridae Cuvier, 1816	<i>Silurus</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+			+			
	<i>Heterobranchus</i> Geoffroy Saint-Hilaire, 1808	+									
Esocidae Cuvier, 1816	<i>Esox</i> Linnaeus, 1758		+	+	+			+			
Gadidae	<i>Gadiculus</i> Guichenot, 1850	+			+						
	<i>Merlangius</i> Garsault, 1764	+			+						
	<i>Merluccius</i> Rafinesque, 1810	+			+				+		
	<i>Raniceps</i> Oken (ex Cuvier), 1817	+			+						
	„genus Gadidarum”	+									
Lotidae Bonaparte, 1837	<i>Brosme</i> Oken (ex Cuvier), 1817	+									
	<i>Phycis</i> Artedi in Walbaum, 1792	+									
	<i>Lota</i> Oken, 1817		+	+	+						
Mugilidae	<i>Liza</i> Jordan et Swain, 1884	+		+	+						
Atherinidae Risso, 1827	<i>Atherina</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+	+				
Berycidae	<i>Beryx</i> Cuvier, 1829	+									
Triglidae	<i>Trigla</i> Linnaeus, 1758	+									
Serranidae	<i>Serranus</i> (Cuvier, 1816)	+			+						
Moronidae	<i>Morone</i> Mitchell, 1814	+			+						
Percidae Cuvier, 1816	<i>Perca</i> Linnaeus, 1758	+	+	+							
Pomadasyidae	<i>Dentex</i> Cuvier, 1814	+			+						
Sparidae	<i>Sparus</i> Linnaeus, 1758	+			+				+		

Család	Genus	Pannon-tó	pannóniai édesvízi ösztet	Kaszipi-tó, recens (Bogutskaya & Naseka, 2006)	Fekete-tenger, recens (Keskun, 2010a)	Keleti-Paratethys					
						Jereván, kersoni (10,5-9,5 Ma) (Vasilyan et al. 2009)	Tabrizi-medence, meóti (8,6 Ma) (Reichenbacher et al. 2011)	Morskaya 2, Azovi-tenger meóti vége (Titov et al. 2006)	Taman-félsziget, késő-meóti (Bannikov 2013)	Buzau, meóti, meóti-dáciai (Pană 1965)	Dobrudzsa, dáciai (Pană 1977)
	„genus aff. <i>Umbrina</i> ” Cuvier, 1817	+								+	+
	<i>Sciaena</i> Linnaeus, 1758				+					+	+
	<i>Carnevalella</i> Bannikov, 2013								+		
Trachinidae	<i>Trachinus</i> Linnaeus, 1758	+			+						
Gobiidae Fleming, 1822		+	+	+	+			+		+	+
Gobiidae Fleming, 1822	<i>Acentrogobius</i> Bleeker, 1874	+									
	<i>Gobius</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+					+	+
	<i>Neogobius</i> Iljin, 1927			+	+			+			
	<i>Pomatoschistus</i> Gill, 1863	+			+						
Scombridae	<i>Pelamycybium</i> Toulou, 1905	+									
	<i>Matarchia</i> Bogatshov, 1942								+		
Latidae	<i>Lates</i> Cuvier & Valenciennes, 1828	+									
Soleidae	<i>Solea</i> Quensel, 1806	+			+						

7. táblázat – A pannon-tavi üledékekből előkerült genusok összevetése recens, valamint a Keleti-Paratethys üledékeiből ismert formákkal.

Mivel a Pannon-tónak és faunájának keletkezése és története hasonló a Kaszipi-taviéhoz, ugyanakkor a mai Kaszipi-tavi halfauna már egy teljesen kiédesült környezetet mutat, további adatokat kerestem a Kaszipi-tó korábbi állapotáról, azaz az egykori Keleti-Paratethys halfaunájáról. A Keleti-Paratethys késő-miocén halfaunájáról szórványadatok álltak csak rendelkezésre, az összehasonlítás öt lelőhely adatait tartalmazza. Az alábbiakban ezek rövid bemutatása következik geokronológiai sorrendben.

Egy eurihalin környezetet indikáló halfaunáról számoltak be Jereván környékéről Vasilyan és munkatársai (Vasilyan et al. 2009). Új fajt írtak le a kersoni (vallesi) korú üledékekből *Aphanius yerevanicus* néven. Az *A. yerevanicus* együtt fordul elő a szintén

a Cyprinodontiformes rendbe tartozó *Prolebias mutilus* Bogachev, 1936 fajjal. Vasilyan és munkatársai azt feltételezik, hogy a Cyprinodontiformes fajok együttes előfordulása a Keleti-Paratethys eurihalin környezetében a miocén teljes egészében fennállhatott, mivel a folyton változó sótartalom miatt nem alakulhatott ki kompetíció más csoportokkal.

Az Irán északnyugati részén található késő-miocén–pliocén korú üledékekkel feltöltött Tabrizi-medencében feltárt halmaradványos rétegek középső részének korát biosztratigráfiai és „fission track” eredmények összevetését követően $8,6 \pm 1,1$ millió évre teszik, mely idősebb az üledék korábban feltételezett koránál (Reichenbacher et al. 2011). Ez alapján vélhetőleg a meóti elején (valleszi–turoli határ környékén) rakódhattak le a rétegek. Halfaunájában a tengeri, brakkvízi és édesvízi formák együttes jelenléte eurihalin környezetre utal. Az *Atherina atropatiensis* Carnevale et al., 2011 és az *Aphanius persicus* (Priem, 1908) endemikus brakkvízi fajok, de édesvizekben is előfordulhatnak. A mikropaleontológiai eredményeket is figyelembe véve feltehetőleg az Urmia-tó őse összeköttetésben állhatott a Kaszpi-tó déli medencéjével és egy tengeri-eurihalin közösségnek adott otthont. Az *Atherina atropatiensis* új faj a halmaradványos rétegek alatt települő lignites összlet laminált márgáiból került elő (Carnevale et al. 2011). Közeli rokonságot mutat a Kaszpi-tenger egyetlen *Atherina* fájával, az *Atherina boyeri* Risso, 1810 fajjal.

Bannikov (Bannikov 2013) a Keleti-Paratethys késő-meóti üledékeiben rendkívüli változatos morfológiájú Sciaenidae maradványokat talált. Megállapította, hogy a Pontusi-medencében a késő neogén során minden ma élő Sciaenidae-től élesen elkülönülő fajok fejlődtek ki. Két új fajt írt le egy új nemzetséggel és annak feltételezhetően szintén új rokon nemzetségével, és ezeket új alcsaládba különítette. Egy Sparidae-t és egy Scombridae-t is említ a térségből.

Pană román paleontológus 1965-ös publikációjában a Keleti-Kárpátok ívén túl, Buzau környéki völgyek (Plopeasa, Tircov, Slanic, Foltea) szarmata, meóti, dáciai korú üledékeiből gyűjtött otolithokat ismertet. Főként eurihalin fajok kerültek elő, melyből a szerző a fokozatos kiédesedéshez való alkalmazkodásra következtet. A teljes kiédesedést a levanteire teszi.

Az Azovi-tenger partvonalának legészakibb pontjáról, a Morskaya 2 lelőhelyről már számos halmaradvány ismert. Titov és munkatársai az édesvízi puhatestűek és az emlősmaradványok alapján a rétegek korát a meóti-pontusi határ környékére, a középső-turoli korszakra datálják (Titov et al. 2006). A Morskaya 2 lelőhely üledékei az

édesvízi puhatestű fauna alapján a „paludinás rétegekkel” rokoníthatók (Titov et al. 2006), a pannon-tavi fauna rokonsága szempontjából azonban csak az édesvízi összletekből előkerült maradványokkal hozhatók összefüggésbe.

Pană 1977-ben közzétett dobrudzsai adatai dáciai korú üledékekből származnak. Az innen előkerült 18 fajt három genusba sorolta (*Sciaena*, *Corvina*, *Gobius*). Köztük új Sciaenidae fajokat írt le és a Sciaenidae otolithok rendkívüli alakgazdagságáról számolt be.

A Kaukázus és a Krím-félsziget kora-miocénjéből ismert egy *Caucasisciaena* néven revideált, korábban *Perca ignota* néven leírt maradvány (Bannikov et al. 2009).

A 7. táblázat adatai alapján a pannon-tavi és keleti-paratethysi közös formák a következők: *Clupea*, *Aphanius*, *Scardinius*, *Silurus*, *Merluccius*, *Atherina*, *Sparus*. A Pannon-tóban és a Kaszpi-tóban egyaránt előforduló nemzetségek: *Alosa*, *Barbus*, *Scardinius*, *Silurus*, *Liza*, *Atherina*, *Perca*, *Gobius*. A legtöbb taxon a fekete-tengeri faunával közös: *Alosa*, *Scardinius*, *Silurus*, *Merlangius*, *Merluccius*, *Raniceps*, *Gadiculus*, *Liza*, *Atherina*, *Serranus*, *Morone*, *Dentex*, *Sparus*, *Umbrina*, *Trachinus*, *Gobius*, *Pomatoschistus*, *Solea*. Mind a négy területen egyaránt előfordulnak a Clupeidae, Cyprinidae, Gobiidae és Sciaenidae család tagjai.

A fenti felsorolásból is látszik, hogy a Keleti-Paratethys halfaunájáról csak szórványadatok állnak rendelkezésre. A pannon-tavi üledékekben előforduló tipikusan tengeri taxonok többsége, mint pl. a *Morone*, *Mugil*, *Serranus*, *Sparus*, *Solea*, *Trigla* vagy a Gadidae, a Keleti-Paratethys szarmata rétegeiből kerültek elő (Carnevale et al. 2006a, Bannikov 2009, Baykina 2012 adatai alapján), mai rokonaik pedig a Fekete-tengerben élnek.

9. Eredmények összefoglalása és következtetések

A pannon-tavi különféle halmaradványok (csontvázak, izolált csontok, fogak, otolithok, pikkelyek) irodalmi adatok alapján történő értékelése és saját otolith vizsgálataim alapján megállapítottam, hogy annak ellenére, hogy az ezekkel a képződményekkel foglalkozó munkákban gyakran találkozunk ezen fossziliák említésével, az őslénytani szempontból értékelhető rekord rendkívül szegényes és szórványos. Ennek egyik oka az lehet, hogy kevés olyan nyugodt, oxigéntől elzárt és viszonylag sekély terület volt a Pannon-tóban, ahol esély volt a csontváz egyben

maradására. A vízoszlopban való süllyedés alatt vagy a jól szellőzőt aljzaton a dögevők elfogyasztották a haltetemeteket, így ritkán őrződhetek csak meg artikuláltan a vázelemek. A másik ok, hogy az izolált elemek szabadszemmel általában nehezen észrevehetők, a mikropaleontológiai vizsgálatok mérettartományánál pedig általában nagyobbak. Az otolithok esetében a nem célzott kutatásuk esetén a felismerésük esélyét rontja semleges színük, első pillanatra amorf alakjuk és hogy gyakran erősen koptatottak.

Összesen 47 pannon-tavi halmaradványokkal foglalkozó publikáció 179 hallókö, 50 fog, és 76 halmaradvány (izolált és artikulált) említését tekintetem át és használtam fel. A Pannon-tó üledékeiből halmaradványokat összesen 41 lelőhelyről és 24 fúrásból említettek korábbi munkák, melyek korát más vizsgálatokból származó adatokkal pontosítottam (7. ábra). Tisztáztam, hogy a Koch (1904) nyomán pannon-tavinak vélt hernalsi halmaradványok kora-szarmata.

A 41 pannon-tavi halmaradványos felszíni feltárásból mindössze 11 lelőhelyről kerültek elő vázmaradványok, ennek az lehet az oka, hogy a hallókövek és fogak ellenállóbbak a törékeny halcsontoknál. Mivel izolált csontok, fogak és hallókövek együtt is előfordulnak, így kizártam annak lehetőségét, hogy a víz kemizmus befolyásolná a maradványtípusok megoszlását. A szakirodalmi adatok között legnagyobb példányszámban hallókövek fordulnak elő (összesen 694 példány), és viszonylag kevés (6) munkában találtam olyan fajokat (7), amelyeket csak fogak alapján azonosítottak.

Otolithokat 35 lelőhelyről ismerünk, többségében csak említés szintjén, ezek közül 18 anyagát elsőként én dolgoztam fel (4., 5. táblázat). Magyarország területéről korábban csak a Balaton környéki és budapest-kőbányai hallókövek voltak ismertek faj szintjén, de ezek is revízióra szorultak. Vizsgálataimmal további 7, otolithok alapján meghatározott fajjal („genus Gadidarum” *ponticum*, *Gadiculus* cf. *argenteus*, *Morone kuehni*, *Umbrina* aff. *cirrhosoides*, *Umbrina subcirrhosa*, *Gobius* cf. *dorsorostralis*, *Gobius praetiosus*) bővült a Pannon-medencében előforduló pannóniai korú alakok köre.

Az irodalmi adatok összesítése és a saját vizsgálataim alapján megállapítottam, hogy a Pannon-tó és környékének halfaunájából 22 család 38 nemzetségének 54 faja ismert (5. táblázat). Ezek között feltételezhetően egyetlen recens forma lehet, a *Gadiculus* cf. *argenteus*.

Teljes vagy részleges csontváz alapján ismertek a következő fajok: *Alosa nordmanni*, *Clupea hungarica*, *Heterobranchus austriacus*, *Silurus pliocaenicus*, *Silurus*

stenocephalus, *Gadus* (*Merlangus*) *pannonicus*, *Morrhua* *szagadatensis*, *Brosmius* *strossmayeri*, *Phycis* *suessi*, *Beryx* sp., *Perca* sp., *Serranus* sp., *Lates pliocaenus*.

Csak fogak alapján ismertek a *Barbus* ("*Bertinius*") sp., *Barbus* ("*Luciobarbus*") *subtruncatus*, *Scardinius haueri*, *Scardinius* sp., *Sparus* sp., *Pelamycybium partschi* fajok.

Munkám során 20 hazai és 7 külföldi lelőhelyről, továbbá 5 fúrásból vizsgáltam otolithokat, melyek korban 10,0 millió évestől (Sopron, Begaljica) 5,5 millió évesig (Grgeteg, Fruska Gora) terjedő időszakot ölelnek fel (7. ábra). Összesen 12 taxont különítettem el, melyek 4 család 6 nemzetségébe sorolhatók. Legelterjedtebb a Sciaenidae család *Umbrina* nemzetsége, azon belül az *Umbrina cirrhosoides* és az *Umbrina* aff. *cirrosa* fajok. Az *Umbrina* cf. *subcirrhosa*, a *Gadiculus* cf. *argenteus* és a *Gobius praetiosus* fajok csak kevés lelőhelyen és kis példányszámban fordultak elő.

A faunában hallóköveik alapján két, feltételezhetően új forma (*Umbrina* aff. *cirrosa* és *Umbrina* aff. *cirrhosoides*) is jelen van, melyek véleményem szerint az *Umbrina cirrhosoides* badeni közös ősből fejlődhettek ki. A Sciaenidae-félékre jellemző a fajon belüli változékonyság, mivel jól alkalmazkodnak a változó környezethez. Az *Umbrina*-félék korán dominánssá válhattak a faunában, ezt mutatja, hogy a „genus aff. *Umbrina*” *kokeni* az eredmények alapján már a Pannon-tó izolációját követően kolonizálta a területet.

A halfaunát egyértelműen a Sciaenidae-félék uralják. A pannon-medencei otolith-együttesekre általánosnak mondható az *Umbrina* és *Gobius* dominancia. Ugyanakkor, ezek a nemzetségek nagyon ritkán kerülnek elő vázmaradványként.

A lelőhelyek legfrissebb koradataira alapozva meg tudtam adni a taxonok rétegtani elterjedését (18. ábra), és ezek alapján következtetéseket vontam le a halfauna diverzitásának változására. Az idősebb pannóniai rétegek faunája gazdagabb, az artikulált vázmaradványok jelentős része is ezekből a rétegekből került elő, köztük a tengeri, tengeri-brakkvízi formák dominálnak. A *Lymnocardium conjugens* zóna a többi zónához képest kiugró diverzitást mutat. Ez a zóna a többinél hosszabb időintervallumot ölel fel, egy meleg, csapadékos klímájú időszakkal esik egybe (Böhme et al. 2008), aminek következtében több üledék képződött, lehetőséget biztosítva egy gazdagabb anyag megőrződésének. A *Lymnocardium ponticum* és *Lymnocardium decorum* zónák határán egy jelentős fajszegényedést figyeltem meg. Ez a határ 8,7 millió évre tehető, a fauna változását az ezt megelőző időszak globális szárazodási eseményével, az ún. vallesi krízissel magyarázom. A vallesi közepétől a Pannon-tó fokozatos

visszahúzódása figyelhető meg, mely jelentős hatást gyakorolt a Kárpát-medence emlősfaunájára is (Pazonyi 1999). A szárazodás fajkicserélődéssel, fajszegényedéssel járt, ennek nyomait Böhme (2002) is kimutatta a götzendorfi édesvízi fauna esetén, így nem kizárt, hogy a vallesi esemény a halakat is érinthette nem csak az édesvízi, hanem a tavi környezetben is. Ezt követően már csak néhány adat áll rendelkezésre, a *Conger rhomboidea* szublitorális zónába tartozó somberek-i feltárásban (7,5 millió éve) fordul elő utoljára a „genus aff. *Umbrina*” *kokeni* faj. Az *Umbrina* genus a pannóniai egészében jelen van az üledékben, a *Gobius* fajokról pedig feltételezhető, hogy a legidősebb rétegekből csak a gyűjtés pontatlansága miatt nem kerültek elő, hiszen a származékban egy nagyon diverz csoportnak számítanak, s a pannon-tavi *Gobius* fajok között a miocén jellegzetes formái (*Gobius vicinalis* Koken, *Gobius praetiosus* Procházka) és azok változatai is előfordulnak.

A pannon-tavi halfaunára az eurihalin fajok dominanciája jellemző, a taxonok közel fele (47 %) a brakkvízi környezetet kedvelő/elviselő tengeri eredetű forma. Az édesvízi bevándorlók aránya 23 %-ra tehető. A brakkvízi környezetben élő taxonok a pannóniai korszakban végig jelen vannak. A fiatalabb rétegekben (*P. carbonifera*, *P. dainellii*, *P. vutskitsi* zónák) már nincs nyoma tengeri formáknak.

Életmódjuk szerint a bentopelágikus halak uralják a faunát, ami megint csak a Sciaenidae dominanciára vezethető vissza, kíséretükben alárendelten epipelágikus (10 %), mezopelágikus (8 %) és bentosz (8 %) formákat találtam.

Táplálkozásukat tekintve ragadozók (53%) teszik ki a maradványegyüttes jelentős részét. A második leggyakoribb (22%) táplálkozásmód a gerinctelenekkel táplálkozóké, melyek között előfordulnak a durofág, jellegzetesen kavicszerű fogakkal bíró formák (Sparidae).

Az előzetes geokémiai vizsgálatokhoz három *Umbrina* cf. *subcirrhosa* példányt választottunk (Kern et al. 2012). Az évgűrűvizsgálat alapján 6, 7 és 16 éves egyedektől származó hallókövek nem szenvedtek diagenetikus változást, alkalmasak további geokémiai (nyomelem-, izotóp-) vizsgálatokra, melyek eredményei segíthetnek az őskörnyezeti rekonstrukciók pontosabbá tételében.

A pannon-tavi élővilág endemizmusáról már számos publikáció született, a halfauna endemizmusáról azonban csak általános kijelentéseket találni. Brzobohatý és Paná (1985) szerint a domináns tengeri-brakkvízi formák között gyakoriak voltak az endemikus fajok, Schwarzhans (1993) a Sciaenidae otolithok kapcsán feltételezi, hogy a Kelet-Európából juvenilis formák alapján leírt fajok között endemikus formák is

akadhatnak. A halfauna endemizmusának becslésénél figyelembe kellett venni nem csak a pannon-tavi, hanem azon területek adatainak szórványosságát is, amelyek szóba jöhetnek mint a Pannon-tóból benépesíthető területek. Azokat a fajokat tekintettem tehát endemikusnak, melyek kizárólag a Pannon-tó üledékeiből ismertek és egynél több lelőhelyről kerültek elő. Ez mindösszesen 8 faj. Ha azokat a fajokat is hozzávettem, amelyek csak egy lelőhelyről kerültek elő, 24 fajt kaptam. Az első esetben ez 15 %-os, a második esetben 44 %-os endemizmust jelent. Utóbbi adat jól korrelál Magyar (2010) becslésével (40%).

A pannon-tavi üledékekből megismert nemzetségek és a mai pontokaszpi régió, valamint a Keleti-Paratethys fosszilis halainak összehasonlításával megállapítottam, hogy

- mindhárom területen megtalálhatóak vagy megtalálhatóak voltak a *Clupea*, *Atherina*, *Silurus* és *Umbrina* nemzetségek, illetve a Cyprinidae és Gobiidae család képviselői,
- a pannon-tavi halfaunában mind a Keleti-Paratethys-sel, mind a pontokaszpi régióval vannak közös fajok,
- a pannon-tavi üledékekben előforduló tengeri nemzetségek többsége (pl. *Morone*, *Mugil*, *Sparus*, *Solea*, Gadidae) inkább a Keleti-Paratethys szarmata rétegeiből került elő,
- a Kaszpi-tóban élő genusok főként az egykori pannon-tavi üledékekre települt édesvízi összletekből kerülnek elő,
- a pannon-tavi tengeri-brakkvízi taxonok közelebbi rokonait többségében a Fekete-tengeri fauna atlanti-mediterrán elterjedésű nemzetségei között találjuk.

Ezidáig csak a Pannon-tó két, földrajzilag távol eső medencéjéből, a Bécsi- és a Belényesi-medencékből dolgozták fel részletesen a pannon-tavi halfaunát (Weinfurter in Papp et Thenius 1954, Pană 1982, Brzobohatý et Pană 1985). A jelen munka a pannon-medencei halmaradványok összegző ismertetésével, értékelésével, részben újrafeldolgozásával, illetve új hallókőanyagok (Orešac: Jovanović et al. 2010, Doba: Bosnakoff et Katona 2012, Tihany-Gödrös, dél-dunántúli lelőhelyek) tanulmányozásával felzárkózott a Bécsi- és Belényesi-medencékről szóló tanulmányok mögé, kiegészítve eddigi ismereteinket.

10. Konklúzió

A recens hosszú életű tavakban megfigyelt fizikai-kémiai jellemzőket és a fajképződés mechanizmusát figyelembe véve a feldolgozott adatok alapján megalapozott következtetéseket vonhatunk le a pannon-tavi halfauna ökológiai és paleobiogeográfiai jellemzőit illetően.

A Pannon-tó izolációját követően a tó vizének kiédesedéséhez alkalmazkodni képes a halfauna alakult ki. Több mint 50 lelőhelyről 305 irodalmi említés és 320 darab hallókö értékelése alapján egyértelműen kimondható, hogy a Sciaenidae család tagjai uralják a fosszília-együttest. A pannon-tavi halak leginkább a partközeli, sekélyvízi területeket népesítették be, közöttük a bentopelágikus halak domináltak. Habár az adatok szórványosak, a halmaradványok alapján úgy tűnik, hogy a fauna uralkodóan eurihalin formákból (Sciaenidae, Gadidae, Gobiidae, Moronidae) tevődött össze, a Keleti-Paratethys késő-miocén maradványterületeinek faunáihoz hasonlóan. Ezt az eurihalin közösséget egészítették ki az édesvízi bevándorlók. A tó fennállásának jelentős részében a víz sótartalma a mai Kaszpi-tavinak megfelelő lehetett, ugyanakkor a Pannon-tavat a Keleti-Paratethys késő-miocén halfaunájától faj szinten eltérő közösség népesítette be. Az elzárt vízi élettér kedvező feltételeket nyújtott az élővilág endemikus fejlődéséhez. Bár a halfauna tekintetében nem olyan mértékű az endemizmus, mint más csoportok esetében, az endemikus halak aránya 44 %-ra tehető.

Az adatok összegzése és a vizsgálatokból nyert eredmények új ismeretekkel bővítik a Pannon-tó élővilágáról alkotott eddigi elképzeléseket.

Köszönetnyilvánítás

Köszönetem fejezem ki Dr. Magyar Imrének (MOL Nyrt., MTA-MTM-ELTE Paleontológiai Kutatócsoport), aki a dolgozat megírásának ötletét adta és gondolkodásra készítő kérdéseivel végig segítette munkámat. Köszönöm témavezetőmnek, Dr. Görög Ágnesnek (ELTE TTK Őslénytani Tanszék), aki szó szerint éjjel-nappal készen állt a segítségnyújtásra. Köszönet illeti Müller Pált, Magyar Imrét, Horváth Janinát, Cziczér Istvánt, Katona Lajos Tamást és Berta Tibort, akik a vizsgálatokhoz rendelkezésemre bocsátották gyűjteményük példányait és az iszapolási maradékokat.

Hálával tartozom Dr. Vörös Attilának és Dr. Pálffy Józsefnek megértő támogatásukért, akik lehetőséget biztosítottak, hogy munkám mellett a kutatással is foglalkozhattam.

Ezúton is köszönöm Dr. Pazonyi Piroskának, Dr. Dulai Alfrédnek és Dr. Főzy Istvánnak, továbbá a Magyar Természettudományi Múzeum Őslénytani és Földtani Tára és az MTA-MTM-ELTE Paleontológiai Kutatócsoport valamennyi munkatársának hasznos tanácsait és türelmüket.

Külön köszönöm az ELTE TTK Őslénytani Tanszéke vezetőjének, Dr. Kázmér Miklósnak és a tanszék munkatársainak biztatását.

A hallókövek határozásához és az eredmények értékeléséhez Dirk Nolf és Rostislav Brzobohatý nyújtott nagy segítséget gondolkodásra készítő kérdéseikkel és tapasztalataik megosztásával. A gyűjteményi anyagok felkutatásához és látogatásához Irene Zorn (Geologische Bundesanstalt, Wien), Gordana Jovanović (Prirodnjački Muzej, Beograd), Ortwin Schultz (Naturhistorisches Museum Wien), Csiki Zoltán (Bukaresti Egyetem, Földtani és Geofizikai Kar) és Wanek Ferenc (Sapientia Erdélyi Magyar Tudományegyetem, Kolozsvár) nyújtott segítséget.

A geokémiai elemzés elvégzéséért és értelmezéséért Kern Zoltánt illeti köszönet.

Hálával tartozom a Magyar Természettudományi Múzeum Központi Könyvtára, az ELTE TTK Biológiai és Földrajz–Földtudományi Szakgyűjteménye, és a Magyar Földtani és Geofizikai Intézet Országos Földtani Szakkönyvtára dolgozóinak.

Végezetül köszönöm Szádóczki Tamásnak és Pifkó Dánielnek, valamint barátaimnak és egykori csoporttársaimnak az elmúlt években nyújtott támogatásukat és türelmüket.

Irodalomjegyzék

- Albrecht, C., Trajanovski, S., Kuhn, K., Streit, B., Wilke, T. 2006. Rapid evolution of an ancient lake species flock: Freshwater limpets (Gastropoda: Ancyliidae) in the Balkan Lake Ohrid. *Organisms Diversity & Evolution* **6**(4): 294–307.
- Bannikov, A. F. 2009. On Early Sarmatian Fishes from the Eastern Paratethys. *Paleontological Journal* **43**(5): 569–573.
- Bannikov, A. F. 2013. A new late neogene genus of roakers (Perciformes, Sciaenidae) from the Eastern Black Sea Region. *Paleontological Journal* **47**(2): 190–198.
- Bannikov, A. F., Carnevale, G., Landini, W. 2009. A new Early Miocene genus of the family Sciaenidae (Teleostei, Perciformes) from the eastern Paratethys. *Comptes Rendus Palevol* **8**(6): 535–544.
- Barnabás, K., Strausz, L. 1989. A délnyugat-dunántúli pannonikum. *Földtani Közlöny* **119**(3): 191–306.
- Bassoli, G. G. 1906. Otoliti fossili terziari dell'Emilia. *Rivista Italiana di Paleontologia* **12**: 36–60.
- Baykina, E. M. 2012. A new clupeid genus (Pisces, Clupeiformes, Clupeidae) from the Sarmatian of the Eastern Paratethys, Krasnodar Region. *Paleontological Journal* **46**(3): 302–312.
- Bengtson, P. 1988. Open nomenclature. *Palaeontology* **31**: 223–227.
- Bernor, R. L., Kordos, L., Rook, L. 2003. Recent advances on multidisciplinary research at Rudabánya, Late Miocene (MN9), Hungary: a compendium. *Palaeontographia Italica* **89**: 3–36.
- Bosnakoff, M. 2006. A szobi középső-miocén lelőhely otolithfaunája és öskörnyezeti viszonyai. Eötvös Loránd Tudományegyetem, Őslénytani Tanszék, Budapest, 63 p.
- Bosnakoff, M. 2008. Late Miocene (Pannonian) sciaenid fish otoliths from Hungary – preliminary studies. 125th Anniversary of the Department of Palaeontology at Budapest University – A Jubilee Volume, *Hantkeniana* **6**: 219–228.
- Bosnakoff, M. 2011. Checklist of the Fossil Fish Otoliths in the Department of Paleontology and Geology, Hungarian Natural History Museum. *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* **29**: 49–68.

- Bosnakoff, M., Katona, L. T. 2012. A fish otolith assemblage from the Late Miocene (Pannonian) deposits of Lake Pannon (Doba, NW Hungary). *Central European Geology* **55**(2): 135–146.
- Böhm, B. 1942. Adatok a magyarországi harmadkori halfaunához (Beiträge zur tertiären Fischfauna Ungarns). *Geologica Hungarica, Series Palaeontologica* **19**: 42 p.
- Böhme, M. 2002. Freshwater fishes from the Pannonian of the Vienna Basin with special reference to the locality Sandberg near Götzendorf, Lower Austria. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* **237**: 151–173.
- Böhme, M., Ilg, A., Winklhofer, M. 2008. Late Miocene "washhouse" climate in Europe. *Earth and Planetary Science Letters* **275**(3-4): 393–401.
- Brzobohatý, R. 1978. Die Fisch-Otolithen aus dem Badenien von Baden-Soos, NÖ. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **81**: 163–171.
- Brzobohatý, R. 1992. Otolithen aus dem Obermiozän, Pontien, des Wiener Beckens (Götzendorf und Stixneusiedl, NÖ). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **94A**: 1–6.
- Brzobohatý, R. 1994. Die Fischotolithen des Badenien von Gainfarn, Niederösterreich (Mittelmiozän, Wiener Becken). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **96 A**: 67–93.
- Brzobohatý, R., Pană, I. 1985. Die Fischfauna des Pannonien. In: Papp, A., Jámbo, Á., Steininger, F. F. (eds): Chronostratigraphie und Neostatotypen Miozän der Zentralen Paratethys. Vol. 7. M6 Pannonien (Slavonien und Serbien). Akadémiai Kiadó, Budapest, 426–431.
- Carnevale, G., Bannikov, A. F., Landini, W., Sorbini, C. 2006a. Volhynian (early Sarmatian sensu lato) fishes from Tsurevsky, North Caucasus, Russia. *Journal of Paleontology* **80**(4): 684–699.
- Carnevale, G., Caput, D., Landini, W. 2006b. Late miocene fish otoliths from the Colombacci Formation (Northern Apennines, Italy): Implications for the Messinian 'Lago-mare' event. *Geological Journal* **41**(5): 537–555.
- Carnevale, G., Haghfarshi, E., Abbasi, S., Alimohammadian, H., Reichenbacher, B. 2011. A new species of silverside from the Late Miocene of NW Iran. *Acta Palaeontologica Polonica* **56**(4): 749–756.

- Coulter, G. W. 1994. Speciation and fluctuating environments, with reference to ancient East African lakes. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie* **44**: 127–137.
- Cziczer, I., Magyar, I., Dávid, Á. 2008. 7. megálló: Mályi, téglagyári agyagfejtő. In: Hably, L., Vörös, A., Pálffy, J., Bosnakoff, M. (szerk.): Program, Előadáskivonatok, Kirándulásvezető, 11. Magyar Óslénytani Vándorgyűlés, Szögliget, 43–45.
- Cziczer, I., Magyar, I., Pipík, R., Böhme, M., Ćorić, S., Bakrač, K., Sütő-Szentai, M., Lantos, M., Babinszki, E., Müller, P. 2009. Life in the sublittoral zone of long-lived Lake Pannon: paleontological analysis of the Upper Miocene Szák Formation, Hungary. *International Journal of Earth Sciences* **98**(7): 1741–1766.
- Dumont, H. J. 1998. The Caspian lake: History, biota, structure, and function. *Limnology and Oceanography* **43**(1): 44–52.
- Főzy, I., Szente, I. 2007. A Kárpát-medence ősmaradványai. Gondolat Kiadói Kör Kft., Budapest, 456 p.
- Fuchs, T. 1871. Über die Fischfauna der Congerischichten. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt* **13**: 227–228.
- Gaemers, P. A. M. 1971. Bonefish-otoliths from the Anversian (Middle Miocene) of Antwerp. *Leidse Geologische Mededelingen* **46**(2): 237–267.
- Gaemers, P. A. M. 1976. New Gadiform Otoliths from the Tertiary of the North Sea Basin and a Revision Some Fossil and Recent Species. *Leidse Geologische Mededelingen* **49**(3): 507–537.
- Gaudant, J. 1989. Alsó-pannóniai kori halmaradvány Rudabányáról. Sur une Alose (Poissons téléostéens, Clupeidae) du Pannonien inférieur des environs de Rudabánya (Hongrie). *A Magyar Állami Földtani Intézet Évi Jelentése az 1987. évről*: 281–291.
- Gaudant, J. 1994. L'Ichthyofaune du Pannonien supérieur de Götzendorf an der Leitha (Basse Autriche) Die Fischfauna aus dem Ober-Pannonien von Götzendorf an der Leitha, Niederösterreich. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **96A**: 117–131.
- Gorjanović-Kramberger, D. 1884. Die jungtertiäre Fischfauna Croatiens II. *Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients* **3**: 65–85.

- Gorjanović-Kramberger, D. 1899. Die Fauna der unterpontischen Bildungen um Londjica in Slavonien. *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt* **49**: 125–134.
- Gorjanović-Kramberger, D. 1902. Palaeo-ichthyologiai adalékok. *A Magyar Királyi Földtani Intézet Évkönyve* **14**: 1–20.
- Gorthner, A. 1994. What is an ancient lake? *Archiv für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie* **44**: 97–100.
- Gross, M., Piller, W. E., Scholger, R., Gitter, F. 2011. Biotic and abiotic response to palaeoenvironmental changes at Lake Pannons' western margin (Central Europe, Late Miocene). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **312**(1-2): 181–193.
- Halaváts, Gy. 1902. A balatonmelléki pontusi korú rétegek faunája. In A Balaton tudományos tanulmányozásának eredményei, I/1, Paleontológiai Függelék 4(2), Budapest. 1–74.
- Hantken, M. 1859. Die Umgegend von Tinnye bei Ofen. *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt* **10**: 567–569.
- Harzhauser, M. 2004. Mollusc based biostratigraphy of the clay pit Mataschen in the Styrian Basin (Pannonian) (Mollusken-Biostratigrafie der Tongrube Mataschen im Steirischen Becken (Pannonium)). *Joannea – Geologie und Paläontologie* **5**: 149–161.
- Harzhauser, M., Daxner-Höck, G., Piller, W. E. 2004. An integrated stratigraphy of the Pannonian (Late Miocene) in the Vienna Basin. *Austrian Journal of Earth Sciences* **95–96**: 6–19.
- Harzhauser, M., Mandic, O. 2004. The muddy bottom of Lake Pannon – a challenge for dreissenid settlement (Late Miocene; Bivalvia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **204**(3-4): 331–352.
- Harzhauser, M., Mandic, O. 2008. Neogene lake systems of Central and South-Eastern Europe: Faunal diversity, gradients and interrelations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **260**(3-4): 417–434.
- Harzhauser, M., Piller, W. E. 2004. The Early Sarmatian – hidden seesaw changes. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* **246**: 89–111.
- Harzhauser, M., Piller, W. E. 2007. Benchmark data of a changing sea – Palaeogeography, palaeobiogeography and events in the Central Paratethys during

- the Miocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **253**(1-2): 8–31.
- Heckel, J. J. 1851. Fische aus dem Pannon des Wiener Beckens (Sitzung vom 18. März). *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt* **2**: 157 p.
- Holec, P. 1973. Fisch-Otolithen aus dem oberen Baden (Miozän) des nordöstlichen Teiles des Wiener Beckens (Gebiet von Rohoznik). *Geologicky Zbornik – Geologica Carpathica* **24**(2): 393–414.
- Holec, P. 1978. Fischotolithen aus dem Baden (Miozän) des nördlichen Teiles des Wiener Beckens und des Donaubeckens in der Slowakei. *Acta Geologica et Geographica Universitatis Comenianae, Geologica* **33**: 149–176.
- Horváth, J. 2008. A magyarországi pannóniai korú *Viviparus* fauna vizsgálata, Természettudományi Kar, Földtani és Őslénytani Tanszék, Szegedi Tudományegyetem, Szeged, 85 p.
- Hörnes, M. 1851. Die fossilen Mollusken des Tertiär-Beckens von Wien I. *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt* **2**(4): 93–134.
- Jámbor, Á. 1980. Szigethegységeink és környezetük pannóniai képződményeinek fácies típusai és ösföldrajzi jelelnőségük. *Földtani Közlöny* **11**: 498–511.
- Jámbor, Á. 1987. A magyarországi kunsági emeletbeli képződmények földtani jellemzése. *A Magyar Állami Földtani Intézet Évkönyve* **69**: 452 p.
- Jankovich, I. 1969. Alsópannon fauna Ostorosról. *Földtani Közlöny* **99**(1): 81–90.
- Jekelius, E. 1944. Sarmat und Pont von Soceni. *Memorille Institutului geologic al Romaniei* **5**: 167 p.
- Jovanović, G., Knezević, S., Đjurić, D., Bosnakoff, M., and Paunović, G. 2010. Upper Miocene fauna of Orešac near Smederevo (Serbia). *Bulletin of the Natural History Museum in Belgrade* **3**: 67–93.
- Kern, Z., Kázmér, M., Bosnakoff, M., Váczi, T., Bajnóczi, B., and Katona, L. 2012. Incremental growth and mineralogy of Pannonian (Late Miocene) sciaenid otoliths: paleoecological implications. *Geologica Carpathica* **63**(2): 175–178.
- Keskin, C. 2010a. A review of fish fauna in the Turkish Black Sea. *Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment* **16**(2): 195–210.
- Keskin, C. 2010b. Distribution of Demersal Fish Species in the Black Sea, Sea of Marmara and North Aegean Sea. *Rapport Commission International pour l'exploration scientifique de la Mer Mediterranee* **39**: 560.

- Kner, R. 1863. Über einige fossile Fische aus den Kreide- und Tertiär-schichten von Comen und Podsused. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse*, Abteilung 1 **48**(1): 126–148.
- Kner, R., Steindachner, F. 1863. Neue Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische Österreichs. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* **21**(1): 17–36.
- Koch, A. 1876. Adalékok Erdély geológiájához V. A cerithium- és congeria-rétegek elterjedéséhez Erdélyben. *Erdélyi Múzeum* **3**(9): 152–159.
- Koch, A. 1902. Újabb adalékok a beocsini czeementmárga geo-paleontológiai viszonyaihoz. *Földtani Közlöny* **32**: 271–280.
- Koch, A. 1904a. A beocsini czeementmárga kövült halai (Die fossilen Fische des Beocsiner Cementmergels). *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici* **2**: 1–72.
- Koch, A. 1904b. *Sphyraenodus* cf. *priscus* Ag. a kolozsvárvidéki közép-eocén durvamészből (Kleine paläontologische Mitteilungen – *Sphyraenodus* cf. *priscus* Ag. aus dem mitteleozänen Grobkalke der Umgebung Kolozsvár). *Földtani Közlöny* **34**(Suppl. 8-10): 332–333. (365–366).
- Kováč, M., Baráth, I., Fordinál, K., Grigorovich, A. S., Halásová, E., Hudáčková, N., Joniak, P., Sabol, M., Slamková, M., Sliva, L., Vojtko, R. 2006. Late Miocene to Early Pliocene sedimentary environments and climatic changes in the Alpine-Carpathian-Pannonian junction area: A case study from the Danube Basin northern margin (Slovakia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **238**(1-4): 32–52.
- Kretzoi, M. 1952. Tengeri hal, krokodilus, és óriásdinotherium a dunántúli pannóniai-rétegekből. *Földtani Közlöny* **82**: 279–283.
- Lambrecht, K. 1916. A *Plotus* genus a magyar neogénben. *A Magyar Királyi Földtani Intézet Évkönyve* **24**: 1–25.
- Leidenfrost, Gy. 1916. Magyarországi fosszilis Siluridák. *A Magyar Királyi Földtani Intézet Évkönyve* **24**(4): 317–364.
- Lennert, J., Szónoky, M., Gulyás, S., Szuromi-Korecz, A., Shatilova, I. I., Sütő-Szentai, M., Geary, D. H., Magyar, I. 1999. The Lake Pannon fossils of the Bátaszék brickyard. *Acta Geologica Hungarica* **42**(1): 67–88.

- Lovejoy, N. R., Albert, J. S., Crampton, W. G. R. 2006. Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* **21**(1-2): 5–13.
- Lőrenthey, I. 1890. A Nagy-mányoki (Tolna m.) pontusi emelet faunája. *A Magyar Királyi Földtani Intézet Évkönyve* **9**(2): 33–48.
- Lőrenthey, I. 1893a. A Szegzárdi, Nagy-Mányoki és Árpádi felső-pontusi lerakódások és faunájok. *A Magyar Királyi Földtani Intézet Évkönyve* **10**(4): 66–142.
- Lőrenthey, I. 1893b. Adatok Szilágy megye és az Erdélyi részek alsó pontusi lerakódásainak ismeretéhez. *Értesítő az Erdélyi Múzeum Egylet Orvos-Természettudományi Szakosztályából, II. Természettudományi Szak* **18**: 195–230.
- Lőrenthey, I. 1894. Kurd Tolna megyei helység pontusi faunája. *Földtani Közlöny* **24**(1-3): 2–17, 116–128.
- Lőrenthey, I. 1902. Die Pannonische Fauna von Budapest. *Palaeontographica* (1846-1933) **48**(4-5): 137–256.
- Lőrenthey, I. 1903. A szarmata és pannoniai képződményeket áthidaló rétegeknek egy classicus lelethelye Magyarországon. *Földtani Közlöny* **33**(1-4): 60–62.
- Lőrenthey, I. 1905. Adatok a Balaton melléki pannoniai korú rétegek faunájához és stratigrafiai helyzetéhez. *In: A Balaton Tudományos Tanulmányozásának Eredményei I./1. Paleontológiai Függelék* **4**(3), Budapest, 1–193.
- Lőrenthey, I. 1906. Budapest pannoniai- és levantei-korú rétegei és ezek faunája. *Matematikai és Természettudományi Értesítő* **24**(2): 298–342.
- Lőrenthey, I. 1908. A tihanyi Fehérpart pannoniai rétegeiről. *Földtani Közlöny* **38**(11-12): 679–686.
- Lőrenthey, I. 1912. Újabb adatok Budapest környéke harmadidőszaki üledékeinek geológiájához. *Mathematikai és Természettudományi Értesítő* **30**(2): 263–323.
- Magyar, I. 2004. Tanulságok a hazai pannóniai puhatestű-rétegtan történetéből. *Földtani Közlöny* **134**(3): 369–390.
- Magyar, I. 2010. A Pannon-medence ösföldrajza és környezeti viszonyai a késő miocénben. GeoLitera Kiadó, Szeged, 140 p.
- Magyar, I., Cziczser, I. 2007. Somberek, téglagyári agyagfejtő. Miocén (pannóniai emelet), Száki Formáció. *In: Pálffy, J., Pazonyi, P. (szerk.): Őslénytani kirándulások Magyarországon és Erdélyben.* Hantken Kiadó, Budapest, 151–154.

- Magyar, I., Geary, D. H., Müller, P. 1999. Paleogeographic evolution of the Late Miocene Lake Pannon in Central Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **147**(3-4): 151–167.
- Magyar, I., Lantos, M., Ujszászi, K., Kordos, L. 2007a. Magnetostratigraphic, seismic and biostratigraphic correlations of the Upper Miocene sediments in the northwestern Pannonian Basin System. *Geologica Carpathica* **58**(3): 277–290.
- Magyar, I., Müller, P., Sztanó, O. 2006. Oxygen-related facies in Lake Pannon deposits (Upper Miocene) at Budapest-Kőbánya. *Facies* **52**: 209–220.
- Martens, K. 1997. Speciation in ancient lakes. *Trends in Ecology & Evolution* **12**(5): 177–182.
- Martens, K., Coulter, G., Goddeeris, B. 1994. Speciation in Ancient Lakes – 40 years after Brooks. *Archiv für Hydrobiologie – Beiheft Ergebnisse der Limnologie* **44**: 75–96.
- Martin, P. 1994. Lake Baikal. *Archiv für Hydrobiologie – Beiheft Ergebnisse der Limnologie* **44**: 3–11.
- Matthews, S. C. 1973. Notes on open nomenclature and on synonymy lists. *Palaeontology* **19**(4): 713–719.
- McCune, A. R. 1987. Lakes as laboratories of evolution: endemic fishes and environmental cyclicity. *Palaaios* **2**(5): 446–454.
- Monsch, K. A. 2005. Revision of the scombroid fishes from the Cenozoic of England. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences* **95**: 445–489.
- Müller, P., Cziczer, I., Magyar, I. 2007. Tata, Baji úti és Agostyáni úti agyagbányák. Felső-miocén (pannóniai emelet), Száki Formáció. In: Pálffy, J., Pazonyi, P. (szerk.): Őslénytani kirándulások Magyarországon és Erdélyben. Hantken Kiadó, Budapest, 47–51.
- Müller, P., Magyar, I. 1992. A *Prosodacnomyák* rétegtani jelentősége a Kötöcse környéki pannóniai s.l. üledékekben. *Földtani Közlöny* **122**(1): 1–38.
- Müller, P., Szónoky M. 1988. Tihanyi-félsziget, Tihany, Fehér-part. Magyarország geológiai alapszelvényei. Magyar Állami Földtani Intézet, Budapest.
- Münster, G. G. zu 1842. Beschreibung einiger fossilen Fischzähne aus dem Tertiär-Becken von Wien, mit den beiden neuen Gattungen *Capitodus* und *Soricidens*. *Beiträge zur Petrefacten-Kunde* **5**: 65–69.

- Münster, G. G. zu 1846. Über die in der Tertiär-Formation des Wiener Beckens vorkommenden Fisch-Überreste, mit Beschreibung einiger neuen merkwürdigen Arten. *Beiträge zur Petrefacten-Kunde* **7**: 1–31.
- Nolf, D. 1977. Les Otolithes des Teleosteens de l'Oligo-Miocène belge. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique* **106** (1976)(1): 3–119.
- Nolf, D. 1981. Revision des Types d'Otolithes de Poissons Fossiles décrits par R. Schubert. *Verhandlungen der Geologischen Bundesanstalt* 1981(2): 133–183.
- Nolf, D. 1985. Otolithi Piscium. In: Schultze, H.-P. (ed): Handbook of Paleichthyology, Vol. 10. Fichser Verlag, Stuttgart, New York, 145 p.
- Nolf, D., Cappetta, H. 1989. Otolithes de poissons pliocènes du Sud-Est de la France. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* **58**: 209–271.
- Nolf, D., Steurbaut, E. 1983. Révision des otolithes de Téléostéens du Tortonien stratotypique et de Montegibbio (Miocène supérieur d'Italie septentrionale). *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie. (Contributions to Tertiary and Quaternary Geology)* **20**(4): 143–197.
- Pálfy, J., Dulai, A., Gasparik, M., Ozsvárt, P., Pazonyi, P., Szives, O. 2008. Catalogue of Invertebrate and Vertebrate Paleontological Type Specimens of the Hungarian Natural History Museum. Hungarian Natural History Museum, Budapest, 209 p.
- Pană, I. 1965. Otolitele pliocene din regiunea de Curbura a carpatilor. *Studii și Cercetări de Geologie, Geofizică, Geografie, Serie Geologie* **1**(10): 3–14.
- Pană, I. 1977. Problems arisen by the appearance of the new otolith species and their stratigraphical implication. Examples of Dacian otoliths from S. Dobrudja. *Analele Universității București, Seria Geologie* **24**: 105–124.
- Pană, I. 1982. Débris de poissons dans les dépôts pannoniens du Basin de Beius (Roumanie). *Revue Roumaine de Géologie, Géophysique, et de Géographie, Série de Géologie* **26**: 69–82.
- Pană, I., Pană, D. 1978. La valeur biostratigraphique des otolithes Pliocènes. *Revue Roumaine de Géologie, Géophysique, et de Géographie, Série de Géologie* **22**: 109–119.
- Papp, A. 1948. Fauna und Gliederung der Congerienschichten des Pannons im Wiener Becken. *Anzeiger der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* **11**: 123–134.

- Papp, A. 1951. Das Pannon des Wiener Beckens. *Mitteilungen der Geologischen Gesellschaft in Wien* **39-41**: 99–193.
- Papp, A. 1985a. Holostratotypus: Vösendorf, Wiener Becken (Österreich). In: Papp, A., Jámbo, Á., Steininger, F. F. (eds): Chronostratigraphie und Neostatotypen Miozän der Zentralen Paratethys. Vol. 7. M6 Pannonien (Slavonien und Serbien). Akadémiai Kiadó, Budapest, 187–198.
- Papp, A. 1985b. Soceni (Rumänien). In: Papp, A., Jámbo, Á., Steininger, F. F. (eds): Chronostratigraphie und Neostatotypen Miozän der Zentralen Paratethys, Vol. 7. M6 Pannonien (Slavonien und Serbien). Akadémiai Kiadó, Budapest, 258–260.
- Papp, A., Jámbo, Á., Steininger, F. F. 1985. Chronostratigraphie und Neostatotypen, Miozän der Zentralen Paratethys. Vol. 7. M6 Pannonien (Slavonien und Serbien). Akadémiai Kiadó, Budapest, 636 p.
- Pavlović, P. 1928. Donji pont okoline Beograda. *Geološki anali Balkanskoga poluostrva* **9**: 1–74.
- Pietschmann, V. 1934. *Lota hulai*, eine neue Fischart aus dem Wiener Becken. *Paläontologische Zeitschrift* **16**: 48–52.
- Pipík, R., Bodergat, A. M., Briot, D., Kováč, M., Král, J., Zielinski, G. 2012. Physical and biological properties of the late Miocene, long-lived Turiec Basin, Western Carpathians (Slovakia) and its paleobiotopes. *Journal of Paleolimnology* **47**(2): 233–249.
- Pipík, R., Fordinál, K., Slamková, M., Starek, D., Chalupová, B. 2004. Annotated checklist of the Pannonian microflora, evertbrate and vertebrate community from Studienka, Vienna Basin. *Scripta Fac. Sci. Nat. Univ. Masaryk Brunensis, Geology* **31-32**: 57–54.
- Popescu, S. M., Dalesme, F., Jouannic, G., Escarguel, G., Head, M. J., Melinte-Dobrinescu, M. C., Sütő-Szentai, M., Bakrač, K., Clauzon, G., Suc, J. P. 2009. *Galeacysta etrusca* complex: Dinoflagellate Cyst Marker of Paratethyan Influxes to the Mediterranean Sea before and after the Peak of the Messinian Salinity Crisis. *Palynology* **33**: 105–134.
- Popov, S. V., Shcherba, I. G., Ilyina, L. B., Nevesskaya, L. A., Paramonova, N. P., Khondkarian, S. O., Magyar, I. 2006. Late Miocene to Pliocene palaeogeography of the Paratethys and its relation to the Mediterranean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **238**(1-4): 91–106.

- Poyato-Ariza, F. J. 2005. Pycnodont fishes: morphologic variation, ecomorphologic plasticity, and a new interpretation of their evolutionary history. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Series A Natural History* **3**: 169–184.
- Rado, G. 1965. Otolite din depozitele Tortoniene de la Costeiu de Sus. *Analele Universitații București, Seria științele naturii, Geologie* **14**: 55–71.
- Reichenbacher, B., Alimohammadian, H., Sabouri, J., Haghfarshi, E., Faridi, M., Abbasi, S., Matzke-Karasz, R., Fellin, M. G., Carnevale, G., Schiller, W., Vasilyan, D., Scharrer, S. 2011. Late Miocene stratigraphy, palaeoecology and palaeogeography of the Tabriz Basin (NW Iran, Eastern Paratethys). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **311**(1-2): 1–18.
- Robba, E. 1970. Otoliti del Tortoniano-Tipo (Piemonte). *Rivista Italiana di Paleontologia* **76**(1): 89–172.
- Rögl, F., Zapfe, H., Bernor, R. L., Brzobohatý, R. L., Daxner-Höck, G., Draxler, I., Fejfar, O., Gaudant, J., Herrmann, P., Rabeder, G., Schultz, O., Zetter, R. 1993. Die Primatenfundstelle Götzendorf an der Leitha (Obermiozän des Wiener Beckens, Niederösterreich). *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt*, 136: 503–526.
- Rundić, L., Dulić, I. 2011. A szerbiai Fruska Gora neogén-negyedidőszaki története. (Neogene to Quaternary geology of Fruska Gora, Serbia). In: 14. Bosnakoff, M., Dulai, A., Pálfi, J. (szerk.): Program, Előadaskivonatok, Kirándulásvezető, 14. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, Szeged, 48–75.
- Sauerzopf, F. 1952. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des südburgenländischen Pannons. *Burgenländische Heimatblätter* **14**: 1–16.
- Schön, I., Martens, K. 2004. Adaptive, pre-adaptive and non-adaptive components of radiations in ancient lakes: a review. *Organisms Diversity & Evolution* **4**(3): 137–156.
- Schubert, R. J. 1902. Die Fischotolithen des österr-ungar. Tertiärs I. *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt* **51**: 301–315.
- Schubert, R. J. 1905. Die Fischotolithen des österr-ungar. Tertiärs II. *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt* **55**: 613–638.
- Schubert, R. J. 1906. Die Fischotolithen des österr-ungar. Tertiärs III. *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt* **56**(3-4): 623–706.

- Schubert, R. J. 1912. Magyarországi harmadidőszaki halotolithusok. *Magyar Királyi Földtani Intézet Évkönyve* **20**(3): 101–123 (124–139).
- Schultz, O. 2004. Die Fischreste aus dem Unter-Pannonium (Ober-Miozän) von Mataschen, Steiermark (Österreich). *Joannea – Geologie und Paläontologie* **5**: 231–256.
- Schwarzahns, W. 1993. A comparative morphological treatise of recent and fossil otoliths of the family Sciaenidae (Perciformes). Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 245 p.
- Smigielska, T. 1966. Otolity Ryb z Tortonu Południowej Polski (Otoliths of Fishes from the Tortonian of Southern Poland). *Rocznik Polskiego Towarzystwa Geologicznego – Annales de la Société Géologique de Pologne* **36**(3): 215–275.
- Śmigielska, T. 1973. Fish otoliths from the Lower Tortonian deposits at Niskowa near Nowy Sacz. *Rocznik Polskiego Towarzystwa Geologicznego – Annales de la Société Géologique de Pologne* **43**(1): 2–40.
- Steindachner, F. 1859. Beiträge zur Kenntniss der fossilen fischfauna Österreichs. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse* **37**: 673–702.
- Steindachner, F. 1860a. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische Österreichs. II. Folge. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse, Abhandlungen und Mittheilungen* **38**: 763–788.
- Steindachner, F. 1860b. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fischfauna Österreichs III. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse* **40**: 555–572.
- Steindachner, F. 1863. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische Österreichs. Vierte Folge, *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse, Abteilung 1* **47**: 128–142.
- Steurbaut, E. 1979. Les Otolithes de Téléostéens des marnes de Saubrigues (Miocene d'Aquitaine Méridionale, France). *Palaeontographica A* **166**(1-3): 50–91.
- Stevanović, P. 1951. Pontische Stufe im engeren Sinne – Obere Congerienschichten Serbiens und der angrenzenden Gebiete. *Serbische Akademie der Wissenschaften, Sonderausgabe 187, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* **2**: 351.
- Stevanović, P. 1990a. Grgeteg in Syrmien, Faziostratotype der “syrmischen Entwicklung” des O. Ponts (Portaferrien). In: Stevanović, P.M., Nevesskaja, L.A.,

- Marinescu, F., Sokać, A., Jámbo, Á. (eds): Chronostratigraphie und Neostatotypen. Neogen der Westlichen ("Zentrale") Paratethys VIII, P11, Pontien. JAZU and SANU, Zagreb-Beograd, 453–455.
- Stevanović, P. 1990b. The Orešac-1 faziostratotype on the Danube (Northern Serbia). *In*: Stevanović, P.M., Nevesskaja, L.A., Marinescu, F., Sokać, A., Jámbo, Á. (eds): Chronostratigraphie und Neostatotypen. Neogen der Westlichen ("Zentrale") Paratethys VIII, P11, Pontien. JAZU and SANU, Zagreb-Beograd, 446–449.
- Stevanović, P. M., Nevesskaya, L. A., Marinescu, P., Sokać, A., Jámbo, Á. 1990. Chronostratigraphie und Neostatotypen, Neogen der Westlichen ("Zentralen") Paratethys 8, Pontien. JAZU and SANU, Zagreb-Beograd, 952 p.
- Stoliczka, F. 1862. Kenntniss der Molluskenfauna der Cerithien- und Inzersdorfer Schichten des ungarischen Tertiärbeckens. *Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* **12**: 529–538.
- Strausz, L. 1942a. Das Pannon des mittleren Westungarns. - A Dunántúl középső részének Pannon-kori rétegei. *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici* **35**: 1–102.
- Strausz, L. 1942b. Pannóniai fauna Dernáról és Tatarosról. *A magyar királyi Földtani Intézet 1941. évi jelentésének függeléke*: 191–199.
- Štur, D. 1867. Beiträge zur Kenntniss der Flora, der Süßwasser-quarze, der Congerien- und Cerithien-Schichten im Wiener und ungarischen Becken. *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt* **17**: 77–188.
- Sümeghy, J. 1939. A Győri-medence, a Dunántúl és az Alföld pannóniai üledékeinek összefoglaló ismertetése. *Földtani Közlöny* **32**(2): 67–251.
- Sütőné Szentai, M. 2012. Szervesvázú mikrop plankton zónák a szarmata és a pannóniai emelet határán Magyarországról. (Organic-walled microplankton zones at the boundary of the Sarmatian and Pannonian stages in Hungary.). *e-Acta Naturalia Pannonica* **4**: 5–34.
- Sztanó, O., Magyar, I., Szónoky, M., Lantos, M., Müller, P., Lenkey, L., Katona, L., Csillag, G. 2013. A Tihanyi Formáció a Balaton környékén: típuszelvény, képződési körülmények, rétegtani jellemzés. *Földtani Közlöny* **143**(1): 73–98.
- ter Borgh, M., Vasiliev, I., Stoica, M., Knezević, S., Matenco, L., Krijgsman, W., Rundić, L., Cloetingh, S. 2013. The isolation of the Pannonian basin (Central

- Paratethys): New constraints from magnetostratigraphy and biostratigraphy. *Global and Planetary Change* **103**: 99–118.
- Thenius, E. 1951. Eine Wirbeltierfauna mit *Plesiodimylus* aus dem O-Pannon des Wiener Beckens. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **58**: 85–95.
- Thenius, E. 1952. Welsreste aus dem Unter-Pliozän des Wiener Beckens. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* **1952**: 80–94.
- Titov, V. V., Tesakov, A. S., Danilov, I. G., Danukalova, G. A., Mashchenko, E. N., Panteleev, A. V., Sotnikova, M. V., Sychevskaya, E. K. 2006. The first representative vertebrate fauna from the late Miocene of Southern European Russia. *Doklady Biological Sciences* **411**(1): 508–509.
- Toula, F. 1905. Über einen dem Thunfische verwandten Raubfisch der Congerienschichten der Wiener Bucht. *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt* **55**(1-2): 51–84.
- van Baak, C. G. C., Vasiliev, I., Stoica, M., Kuiper, K. F., Forte, A. M., Aliyeva, E., Krijgsman, W. 2013. A magnetostratigraphic time frame for Plio-Pleistocene transgressions in the South Caspian Basin, Azerbaijan. *Global and Planetary Change* **103**: 119–134.
- Vasilyan, D., Reichenbacher, B., Carnevale, G. 2009. A new fossil *Aphanius* species from the Upper Miocene of Armenia (Eastern Paratethys). *Paläontologische Zeitschrift* **83**(4): 511–519.
- Vitális, I. 1908. A tihanyi Fehérpart pliocénkorú rétegsora és faunája. *Földtani Közlöny* **38**(11-12): 665–678.
- Vitális, I. 1951. Sopron környékének szármáciai és pannóniai-pontusi üledékei és kövületei. [Les sédiments et fossiles sarmatiens et pannono-pontiens des environs de Sopron]. *A Magyar Állami Földtani Intézet Évkönyve* **40**(1): 3–75.
- Vrsaljko, D. 1999. The Pannonian Palaeoecology and Biostratigraphy of Molluscs from Kostanjek - Medvednica Mt., Croatia. *Geologia Croatica* **52**(1): 9–27.
- Weiler, W. 1942. Die Otolithen des rheinischen und nordwestdeutschen Tertiärs. *Abhandlungen des Reichsamtes für Bodenforschung, Neue Folge*, **206**: 5–140.
- Weiler, W. 1950. Die Otolithen aus dem Jung-Tertiär Süd-Rumaniens. 2. Mittel-Miozän, Torton, Buglow und Sarmat. *Senckenbergiana* **31**(3-4): 209–258.
- Weinfurter, E. 1949. Über die Gattung "*Soricidens*" Münster (Pisces). *Anzeiger der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 1949: 16–18.

- Weinfurter, E. 1950. Die oberpannonische Fischfauna vom Eichkogel bei Mödling
Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse, Abteilung I **159**: 37–50.
- Weinfurter, E. 1954. Pisces. In: Papp, A., Thenius, E. (eds): Vösendorf – ein Lebensbild aus dem Pannon des Wiener Beckens. *Mitteilungen der Geologischen Gesellschaft Wien* 30–40.
- Wenz, W., Edlauer, A. 1942. Die Molluskenfauna der oberpontischen Süßwassermergel vom Eichkogel bei Mödling. Wien *Archiv für Molluskenkunde* **74**(2-3): 82–98.
- Wesselingh, F. 2007. Long-Lived Lake Molluscs as Island Faunas: A Bivalve Perspective. In: Renema, W. (ed.): Biogeography, Time, and Place: Distributions, Barriers, and Islands. Springer Netherlands, 275–314.
- Wijbrans, J., Németh, K., Martin, U., Balogh, K. 2007. $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ geochronology of Neogene phreatomagmatic volcanism in the western Pannonian Basin, Hungary. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **164**(4): 193–204.

Hivatkozott honlapok jegyzéke

- Appeltans, W., Bouchet, P., Boxshall, G. A., de Broyer, C., de Voogd, N. J., Gordon, D. P., Hoeksema, B. W., Horton, T., Kennedy, M., Mees, J., Poore, G. C. B., Read, G., Stöhr, S., Walter, T.C., Costello, M.J. (szerk.) 2012. World Register of Marine Species. online, 2013-07-12 <http://www.marinespecies.org>
- Bogutskaya, N. G., Naseka, A.M. 2006. List of Agnathans and Fishes of the Caspian Sea and Rivers of its Basin.
http://www.zin.ru/projects/caspsdiv/caspian_fishes.html.
- Coad, B. W. 2013. Freshwater Fishes of Iran. (online) <http://www.briancoad.com>
- Freshwater and Marine Image Bank, University of Washington Libraries, online <http://content.lib.washington.edu/fishweb/>
- Froese, R., Pauly, D. (szerk.) 2013. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version 04/2013.
- Myers, P., Espinosa, R., Parr, C. S., Jones, T., Hammond, G. S., Dewey, T. A. (szerk.) 2013. The Animal Diversity Web (online). <http://animaldiversity.org>.
<http://species-identification.org>

Összefoglalás

Kutatásom célja a késő miocén során a Kárpát-medence területét elfoglaló Pannon-tó halfaunájának részletes taxonómiai és öskörnyezeti vizsgálata volt szakirodalmi adatok és hallókövizsgálatok alapján. Több mint 50 lelőhelyről származik az a 305 irodalmi említés és 320 darab hallókö, melyek vizsgálata nyomán jelenleg 38 genus 54 faja ismert. A Pannon-tó 7 millió éves fennállásával méltán nevezhető hosszú életű tónak. Ilyen hosszú időtartam lehetővé teszi, hogy egy tavi fauna igen nagy diverzitást érjen el, az izolált vízi élettér kedvező feltételeket nyújtott az élővilág endemikus fejlődéséhez. A Pannon-tó izolációját követően a tó vizének kiédesedéséhez alkalmazkodni képes halfauna alakult ki. A pannon-tavi halfajok ma már nem élnek, egyedül a *Gadiculus* cf. *argenteus* fajról feltételezhető, hogy a recens fajjal azonos lehet. A pannon-tavi halak a partközeli, sekélyvízi területeket népesítették be, közöttük a bentopelágikus halak, főként a Sciaenidae-félék domináltak. A Paratethys késő miocén maradványterületeihez hasonlóan eurihalin környezetről tanúskodnak a halmaradványok, ugyanakkor az egykori Keleti-Paratethys halfaunájától eltérő fajok népesítették be.

Munkám során 20 hazai és 7 külföldi lelőhelyről, továbbá 5 fúrásból vizsgáltam otolithokat. Összesen 12 taxont különítettem el, melyek 4 család 6 nemzetségebe sorolhatók. Legelterjedtebb a Sciaenidae család *Umbrina* nemzetsége. Magyarország területéről korábban csak a Balaton környéki és budapest-kőbányai hallókövek voltak ismertek faj szinten, de ezek is revízióra szorultak. Tizennyolc, otolithjairól eddig nem ismert lelőhely anyagát is feldolgoztam. Vizsgálataimmal további hét, otolithok alapján meghatározott fajjal bővült a Pannon-medencében előforduló pannóniai korú alakok köre.

A pannóniai elején a Sciaenidae-k között tapasztalható radiációt és diverzifikációt ki-mutatható fajkeletkezés követte. Hallóköveik alapján két új, feltételezhetően az *Umbrina cirrhosoides* badeni közös ősből kifejlődött forma, az *Umbrina* aff. *cirrosa* és az *Umbrina* aff. *cirrhosoides* is jelen van a faunában. Az endemikus fajok becsült aránya 44 %.

A *Lymnocardium conjugens* zónában tapasztalható kiugró diverzitást követően, a vallesi közepétől megindult a tó fokozatos kiszáradása, területének lecsökkenése. A *Lymnocardium ponticum* és *Lymnocardium decorum* zónák határán egy jelentős faunaváltozás figyelhető meg, vagyis a vallesi esemény nemcsak az édesvízi halakat érintette, hanem a tavi környezetben is fajszegényedéssel járt.

Summary

In this work new data on Pannonian otolith assemblages are integrated in the already existing literature data to complete the overview of the Late Miocene fish fauna of the Lake Pannon. The overview is compiled on the basis of literature data and newly collected material from several sections located mainly in southern Hungary. The checklist includes 54 fish taxa belonging to 38 genera. Most of the investigated otoliths belong to the family Sciaenidae. The Pannonian fauna was impoverished compared to the previous Sarmatian one and consisted of fishes of various marine origin. An euryhaline fish fauna evolved after the isolation of the lake. In addition, endemism caused by geographic isolation was demonstrated in the families Gadidae, Triglidae and Trachidae. Two new species (*Umbrina* aff. *cirrosa* and *Umbrina* aff. *cirrhosoides*) appeared among sciaenids. The fish fauna of Lake Pannon displays endemism rates about 40 %, but tend to be even higher. Palaeoecological analyses indicate that the mainly benthopelagic fish fauna lived in shallow coastal, brackish estuarine environmental conditions. The dominating faunal elements are primary marine (Scombridae and Gadidae) and semimarine fishes (Sciaenidae, Gobiidae, and Moronidae). Freshwater fishes (Cyprinidae) are less frequent.

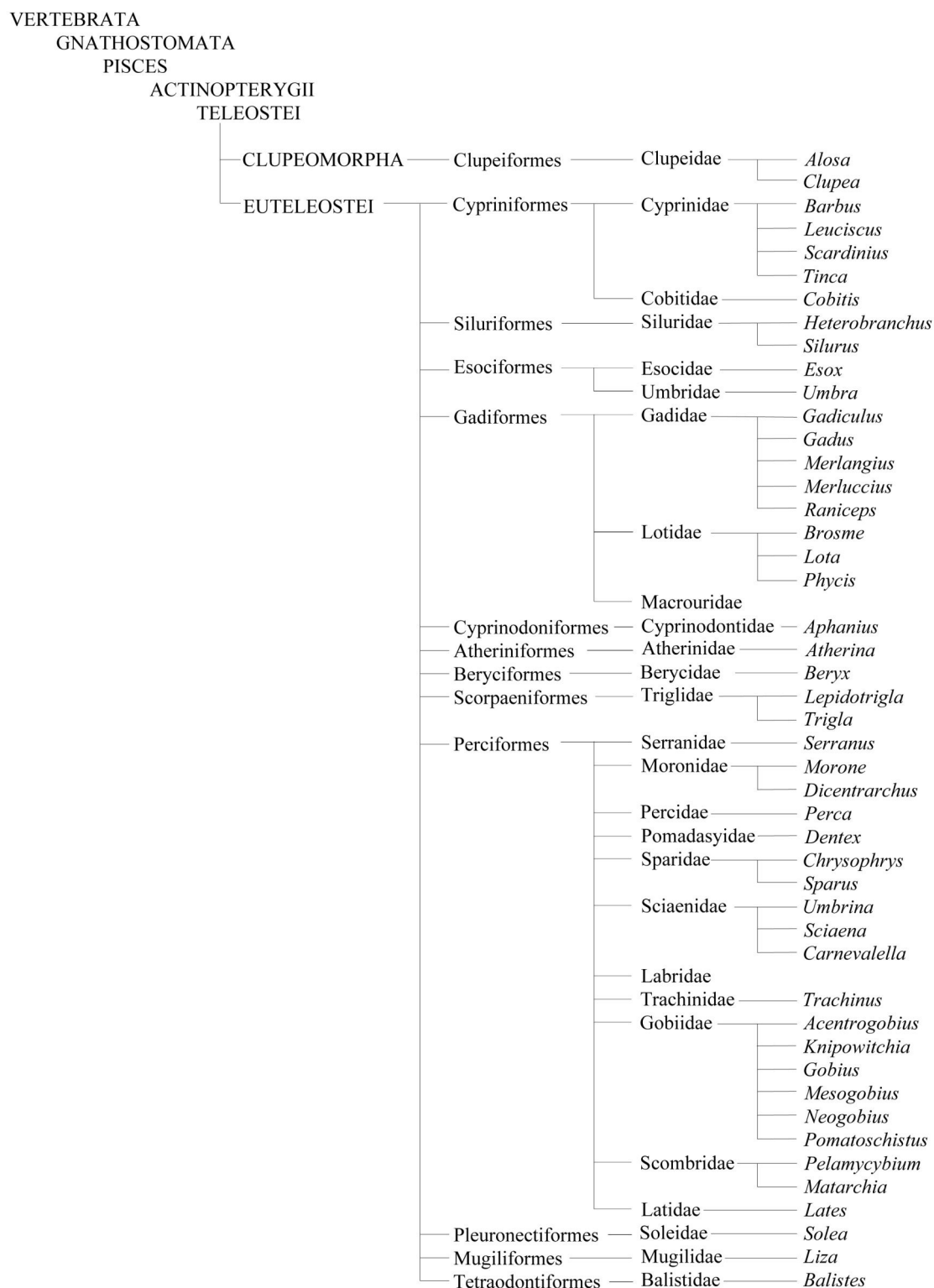
The newly investigated otoliths derived from 27 localities of the Carpathian Basin. Twelve taxa belonging to six genera have been described from these samples. Among them, seven species have been identified for the first time from Pannonian deposits of Hungary.

Most of the Pannonian fish species are extinct, probably *Gadiculus* cf. *argenteus* is the only extant one. The similarity between the Lake Pannon and the Eastern Paratethyan faunas seems to be low at genus level. Because of the incompleteness of the fossil record, there is no way to know exactly how close relationship was between these two areas. After comparison of the Lake Pannon fish fauna and recent faunas it seems that the marine-brackish forms related to atlanto-mediterranean fishes of the Black Sea while the probably closest relatives of freshwater fishes live in the Caspian Sea.

On the basis of the high faunal diversity during the Lymnocarium conjugens Zone, a climate-induced faunal change occurring at the boundary between Lymnocarium ponticum and Lymnocarium decorum Zones can be explained by the influence of the Vallesian crisis.

Mellékletek

1. melléklet – A dolgozatban szereplő halak rendszerezése (Nolf 1985 nyomán)



2. melléklet – Az 5.1 és 5.2 alfejezetekben szereplő adatok összefoglalása a publikáció megjelenése szerinti időrendben

név	új név	csont, fog, otolith	lelőhely	irodalom	db
<i>Sphaerodus subtruncatus</i> n. sp.	<i>Barbus</i> ("Luciobarbus") <i>subtruncatus</i> Münster, 1841	F	Brunn am Gebirge	Münster 1842	1
<i>Cybium Partschii</i> n. sp.	<i>Pelamycybium partschi</i> Münster, 1846	Cs F	Inzersdorf (Wien)	Münster 1846	4
<i>Brosmius</i> sp.	<i>Phycis suessi</i> Steindachner, 1860	V	Inzersdorf (Wien)	Heckel 1851	
<i>Pycnodus Münsteri</i> n. sp.		F	Tinnye	Hantken 1859	
<i>Phycis suessi</i> n. sp.		V	Inzersdorf (Wien)	Steindachner, 1860	
Pisces indet.		Cs	Moosbrunn, Ausztria	Stur 1867	
<i>Beryx?</i> sp.		V	Inzersdorf (Wien)	Fuchs 1871	1
Clupeidae indet.		V	Laaer Berge (agyagbánya)	Fuchs 1871	1
<i>Gadus</i> sp. indet.		V	Inzersdorf (Wien)	Fuchs 1871	1
Scombridae indet.		V	Matzleinsdorf (agyagbánya)	Fuchs 1871	1
<i>Brosmius Strossmayeri</i> n. sp.		V	beocsini cementmárga	Gorjanović-Kramberger 1884	
halcsigolyák, úszótövisek, halpikkelyek, fogak		Cs F	Szekszárd, Sád-patak völgye	Lőrenthey 1893	
úszótövisek, halcsigolyák		Cs	Nagymányok	Lőrenthey 1894	
Gadidae gen. et spec. indet.		Cs P	Londjica	Gorjanović-Kramberger 1899	
<i>Clupea hungarica</i> nov. form.		V	Bp-Rákos, Drasche-féle téglagyár agyagbányája	Gorjanović-Kramberger 1902	3
<i>Brosmius</i> sp.	<i>Brosmius Strossmayeri</i> Kramberger, 1884	V	beocsini cementmárga	Koch 1902	1
<i>Gadus (Merlangus) vulgaris</i>	<i>Gadus (Merlangus) pannonicus</i> Koch, 1904	V	beocsini cementmárga	Koch 1902	1
<i>Otolithus (Sciaena) irregularis</i> Koken		O	Brunn, Neudorf	Schubert 1902	
<i>Otolithus (Sciaena) irregularis</i> var. <i>angulata</i> m.		O	Brunn, Neudorf	Schubert 1902	
<i>Otolithus (Sciaena?) excissus</i> n. sp.		O	Brunn	Schubert 1902	
<i>Otolithus (Sciaena?) levis</i> n. sp.	"genus aff. <i>Umbrina</i> " <i>kokeni</i> (Schubert, 1902)	O	Brunn	Schubert 1902	
<i>Otolithus (Sciaena?) Telleri</i> n. sp.	"genus aff. <i>Umbrina</i> " <i>kokeni</i> (Schubert, 1902)	O	Brunn	Schubert 1902	
<i>Otolithus (Sciaenidarium)</i> aff. <i>claybornensis</i> Kok.	Sciaenidae indet. juv.	O	Brunn	Schubert 1902	

<i>Otolithus (Sciaenidarum) Kokeni</i> n. sp.	"genus aff. <i>Umbrina</i> " <i>kokeni</i> (Schubert, 1902)	O	Brunn	Schubert 1902	
<i>Otolithus (Umbrina) subcirrhosus</i> n. sp.		O	Brunn	Schubert 1902	
<i>Otolithus (Umbrina?) plenus</i> n. sp.	<i>Umbrina cirrhosoides</i> Schubert, 1902	O	Brunn	Schubert 1902	
<i>Otolitus</i> sp. ind.		O	Szócsán (Krassó-Szörény)	Lőrenthey 1903	
<i>Barbus</i> sp. ?		F	cserevicsi paludinás rétegek	Koch 1904	
<i>Brosmius Strossmayeri</i> Kramberger, 1884		V	beocsini cementmárga	Koch 1904	1
<i>Capitodus</i> sp.	<i>Balistes muensteri</i> (Münster, 1842) ?	F	cserevicsi paludinás rétegek	Koch 1904	
<i>Esox</i> sp.		Cs F	cserevicsi paludinás rétegek	Koch 1904	
<i>Gadus (Merlangus) pannonicus</i> n. sp.		V	beocsini cementmárga	Koch 1904	
<i>Gyrodus</i> sp.	Labridae	F	beocsini cementmárga	Koch 1904	1
<i>Lates pliocaenus</i> n. sp.		V	beocsini cementmárga	Koch 1904	
<i>Pycnodus</i> sp.	Labridae	F	beocsini cementmárga	Koch 1904	1
<i>Serranus</i> sp.		V	beocsini cementmárga	Koch 1904	
<i>Sphyraenodus hexagonalis</i> n. sp.	<i>Pelamycybium partschi</i> (Münster, 1846)	F	beocsini cementmárga	Koch 1904	
<i>Otolithus (Sciaenidarum)</i> cfr. <i>Lóczyi</i>	Sciaenidae indet. juv.	O	Tab, Retkesárok, téglavető	Lőrenthey 1905	11
<i>Otolithus (Sciaenidarum)</i> cfr. <i>subsimilis</i> Schubert, 1902	Sciaenidae indet. juv.	O	Fonyód, vasútállomás mögötti homokgödör	Lőrenthey 1905	1
<i>Otolithus (Sciaenidarum) Lóczyi</i> n. sp.	?, „genus aff. <i>Umbrina</i> ” <i>kokeni</i>	O	Tihany, Fehérpart (III. réteg)	Lőrenthey 1905	1
<i>Otolithus (Sciaenidarum) pannonicus</i> n. sp.	Sciaenidae indet. juv.	O	Fonyód, Fonyódhegy K-i lába, 1. réteg	Lőrenthey 1905	3
<i>Otolithus (Sciaenidarum) pannonicus</i> n. sp.	Sciaenidae indet. juv.	O	Fonyód, vasútállomás mögötti homokgödör	Lőrenthey 1905	1
<i>Otolithus (Sciaenidarum) pannonicus</i> n. sp.	Sciaenidae indet. juv.	O	Tihany, Fehérpart (III. réteg)	Lőrenthey 1905	1
<i>Otolithus (Sciaenidarum) Schuberti</i> n. sp.	?, „genus aff. <i>Umbrina</i> ” <i>kokeni</i>	O	Tihany, Fehérpart (III. réteg)	Lőrenthey 1905	1
<i>Otolithus (Sciaenidarum)</i> sp. ind.		O	Tihany, Fehérpart (III. réteg)	Lőrenthey 1905	1
<i>Otolithus (Sciaenidarum)</i> sp. ind.		O	Zalaapáti, 2b	Lőrenthey 1905	1
<i>Otolithus</i> sp. ind.		O	Tihany, Fehérpart (I. -legalsó- réteg)	Lőrenthey 1905	1
Scienidae halfog		F	Fonyód, Fonyódhegy 2. réteg	Lőrenthey 1905	1
Scienidae halfog		F	Tihany, Gödrös	Lőrenthey 1905	1
Scienidae sp. ind.		O	Tihany, Fehérpart (II. réteg)	Lőrenthey 1905	1
<i>Pelamycybium (Sphyraenodus) sinus-vindobonensis</i> n. g. n. sp.	<i>Pelamycybium partschi</i> (Münster, 1846)	V F	Siebenhirten	Toula 1905	13
<i>Pelamycybium (Sphyraenodus) sinus-vindobonensis</i> n. g. n. sp.	<i>Pelamycybium partschi</i> (Münster, 1846)	Cs	Vösendorf (Ausztia)	Toula 1905	3

<i>Pelamycybium (Sphyraenodus) sinus-vindobonensis</i> n. g. n. sp.	<i>Pelamycybium partschi</i> (Münster, 1846)	Cs	Leopoldsdorf (Bécs, Ausztria)	Toula 1905	2
<i>Pelamycybium (Sphyraenodus) sinus-vindobonensis</i> n. g. n. sp.	<i>Pelamycybium partschi</i> (Münster, 1846)	Cs	Inzersdorf (Bécs, Ausztria)	Toula 1905	2
Fischknochen		Cs	Bp-Kőbánya, Eigel-féle sertéshizlalda kútja	Lőrenthey1906	
halfogak		F	Pusztaszentlőrinc, Souheitel-féle téglagyár	Lőrenthey1906	
halfogak		F	Bp-Rákos, Kőszén- és téglagyár társaság agyaggödre	Lőrenthey1906	
Otolithus		O	Bp-Rákos, Kőszén- és téglagyár társaság agyaggödre	Lőrenthey1906	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> ind. sp.		O	Bp-Kőbánya, Kálvária tér, Virava-féle téglagyár agyagbányája	Lőrenthey1906	
<i>Otolithus (Sciaena) compactus</i> Schub.	Umbrina cirrhosoides?, Otolithus (Sciaena) ind. sp.?	O	Bp-Kőbánya, Egyesült tégl- és cementgyár agyaggödrei, C. triangularis Horizont	Lőrenthey1906	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> ind. sp.		O	Bp-Kőbánya, Egyesült tégl- és cementgyár agyaggödrei, C. triangularis Horizont	Lőrenthey1906	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> ind. sp.		O	Bp-Rákos, Budapesti Göztéglagyár bányája	Lőrenthey1906	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> ind. sp.		O	Pusztaszentlőrinc, Souheitel-féle téglagyár	Lőrenthey1906	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> ind. sp. 1		O	Bp-Kőbánya, Egyesült tégl- és cementgyár agyaggödrei, 2. sz. rozsdás homok	Lőrenthey1906	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> ind. sp. 2		O	Bp-Kőbánya, Egyesült tégl- és cementgyár agyaggödrei	Lőrenthey1906	
<i>Otolithus (Sciaena) irregularis</i> Kok. var. <i>angularis</i> Schub.	"genus aff. Umbrina" kokeni (Schubert 1902)	O	Bp-Kőbánya, Seifert-féle téglagyár agyagbányája	Lőrenthey1906	
<i>Otolithus (Sciaena) irregularis</i> Kok. var. <i>angulata</i> Schub.	"genus aff. Umbrina" kokeni (Schubert 1902)	O	Bp-Kőbánya, Egyesült tégl- és cementgyár agyaggödrei, C. triangularis Horizont	Lőrenthey1906	2
Otolithus (Sciaenidae) sp. ind.		O	Bp-Kőbánya, Seifert-féle téglagyár agyagbányája	Lőrenthey1906	
Sciaena halfog		F	Bp-Kőbánya, Kálvária tér, Virava-féle téglagyár agyagbányája	Lőrenthey1906	
Sciaenidae halfog		F	Bp-Kőbánya, Magyar Kerámiagyár téglagyárának bányája	Lőrenthey1906	
<i>Otolithus (Sciaena) angulatus</i> Schubert		O	Ungarn (Bp-Kőbánya)	Schubert 1906	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> cf. <i>irregularis</i> Koken		O	Ungarn (Tab)	Schubert 1906	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> cf. <i>subsimilis</i> Schubert		O	Ungarn (Fonyód)	Schubert 1906	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> cf. <i>subsimilis</i> Schubert		O	Ungarn (Tab)	Schubert 1906	
<i>Otolithus (Sciaena) compactus</i> Schubert		O	Ungarn (Bp-Kőbánya)	Schubert 1906	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> sp. indet.		O	Ungarn (Zalaapáti)	Schubert 1906	
<i>Otolithus (Sciaenidarum) Lóczyi</i> Lőrenthey		O	Ungarn (Fonyód)	Schubert 1906	
<i>Otolithus (Sciaenidarum) Lóczyi</i> Lőrenthey		O	Ungarn (Tihany)	Schubert 1906	
<i>Otolithus (Sciaenidarum) Schuberti</i> Lőrenthey		O	Ungarn (Tihany)	Schubert 1906	
Otolith töredék		O	Tihany, Fehérpart	Lőrenthey 1908	
Sciaenidae halfogak és otolithus töredék		F	Tihany, Fehérpart 18. réteg	Lőrenthey 1908	

Sciaenidae fogak		F	Tihany, Fehérpart	Lőrenthey 1908	
<i>Otolithus (Sciaenidarum)</i> cfr. <i>Schuberti</i> Lőrenthey		O	Tihany, Fehérpart II. réteg	Vitális 1908	1
Sciaenidae fog		F	Tihany, Fehérpart I. réteg	Vitális 1908	2
<i>Otolithus (Percidarum) öcsensis</i> n. sp.		O	Öcs	Schubert 1912	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> aff. <i>angulatus</i> Sch.		O	Tinnye	Schubert 1912	
<i>Otolithus (Sciaena) angulatus</i> Sch.		O	Bp-Kőbánya	Schubert 1912	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> cf. <i>irregularis</i> Kok.		O	Tab	Schubert 1912	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> cf. <i>subsimilis</i> Sch.		O	Fonyód	Schubert 1912	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> cf. <i>subsimilis</i> Sch.		O	Tab	Schubert 1912	
<i>Otolithus (Sciaena) compactus</i> Sch.		O	Bp-Kőbánya	Schubert 1912	1
<i>Otolithus (Sciaena) Lóczyi</i> Lőr.		O	Fonyód	Schubert 1912	
<i>Otolithus (Sciaena) Lóczyi</i> Lőr.		O	Tihany	Schubert 1912	
<i>Otolithus (Sciaena) Schuberti</i> Lőr.		O	Tihany	Schubert 1912	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> sp. indet.		O	Bp-Kőbánya	Schubert 1912	7
<i>Otolithus (Sciaena)</i> sp. indet.		O	Tihany	Schubert 1912	
<i>Otolithus (Sciaena)</i> sp. indet.		O	Zalaapáti	Schubert 1912	
<i>Silurus pliocaenicus</i> n. sp.		V	Bp-Rákosszentimre, Drasche-féle téglagyár agyagbányája	Leidenfrost 1916	1
<i>Silurus stenocephalus</i> n. sp.		V	Bp-Rákosszentimre, Drasche-féle téglagyár agyagbányája	Leidenfrost 1916	1
halfogak		F	Tisztaberek-1 721,6-965 m	Sümeghy 1939	
halfogak		F	Tisztaberek-1 965-1360 m	Sümeghy 1939	
halmaradvány		Cs	Budafapuszta-1 954-1600 m	Sümeghy 1939	
halmaradvány		Cs	Budafapuszta-2 951-956,5 m	Sümeghy 1939	
halpikkely		P	Liget, Magyarhertelend, Kisibafa, Korpád, Bükkösd	Sümeghy 1939	
halpikkely		P	Pécs, Nagypall, Mecsekszabolcs	Sümeghy 1939	
Otolithus		O	Baja-1 437,2-1313,1 m	Sümeghy 1939	
Otolithus		O	Budafapuszta-2 1046,8-1050 m	Sümeghy 1939	
Otolithus		O	Budafapuszta-2 1454-1455 m	Sümeghy 1939	
Otolithus		O	Görgeteg-1 512,5-513,5 m	Sümeghy 1939	
Otolithus		O	Görgeteg-1 595,1-596,5 m	Sümeghy 1939	
Sciaenidae otolithus		O	Tab, agyagbánya a vasút mellett	Strausz 1942	
Sciaenidae otolithus		O	Tab, Öreg-hegy Ény-i lábánál	Strausz 1942	
Sciaenidae otolithus		O	Pincehelytől DK-re	Strausz 1942	
Sciaenidae halfog		F	Pápa és Nagygyimót között félúton, Bároc-domb	Strausz 1942	
<i>Esox lucius</i> Linné		O	Eichkogel, Mödling	Weinfurter 1950	
<i>Gobius</i> cf. <i>vicinalis</i> Koken		O	Eichkogel, Mödling	Weinfurter 1950	
<i>Gobius pretiosus</i> Prochazka		O	Eichkogel, Mödling	Weinfurter 1950	

<i>Gobius</i> sp.		O	Eichkogel, Mödling	Weinfurter 1950	
<i>Leuciscus</i> sp.		F	Eichkogel, Mödling	Weinfurter 1950	
<i>Perca edlaueri</i> n. sp.		O	Eichkogel, Mödling	Weinfurter 1950	
<i>Umbra praekrameri</i> n. sp.		O	Eichkogel, Mödling	Weinfurter 1950	
<i>Esox lucius</i>		Cs F	Eichkogel, Mödling	Thenius 1951	1
Pisces indet. (Heterobranchus?)		Cs	Eichkogel, Mödling	Thenius 1951	2
Csontos hal sp.ind.		Cs?	Sopron, balfi úti feltárások	Vitális 1951	3
halfogak		F	Piuszpuszta, Fertőrákos	Vitális 1951	
halmaradványok		Cs?	Sopron, Lenk-féle téglagyár agyagbányája	Vitális 1951	
Otolithus (Sciaenidarum)		O	Sopron, balfi úti feltárások	Vitális 1951	
otolithusok		O	Sopron, Lenk-féle téglagyár agyagbányája, saját gyűjtés	Vitális 1951	3
Sciaenidae garat vagy őrlőfog		F	Sopron, Nagytóalmi fürdőtelep	Vitális 1951	
<i>Chrysophrys</i> sp.		F	Bicske, homokbánya	Kretzoi 1952	1
<i>Heterobranchus austriacus</i> n. sp.		Cs	Vösendorf	Thenius 1952	
<i>Chupea trolli</i> n. sp.		O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
Cyprinidae gen. et spec. indet.		O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
Gadidae gen. et spec. indet.		O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Gobius dorsorostralis</i> n. sp.		O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Gobius dorsorostralis sculpta</i> n. sp. n. ssp.		O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Gobius praetiosus</i> Prochazka		O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Heterobranchus austriacus</i> Thenius 1952		O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Labrax (Morone) serrata</i> n. sp.		O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Leuciscus haueri</i> (Münster, 1842)	<i>Scardinius haueri</i> (Münster, 1842)	Cs	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Mugil voesendorfensis</i> n. sp.		O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Otolithus (Gadidarum) ponticum</i> n. sp.		O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Otolithus (Sciaenidarum) schuberti</i> Lörenthey		O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Otolithus (Sparidarum) brunnense</i> n. sp.	<i>Morone kuehi</i>	O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Otolithus (Sparidarum) kühni gracilis</i> n. sp. n. ssp.	<i>Morone kuehi</i>	O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Otolithus (Sparidarum) kühni</i> n. sp.	<i>Morone kuehi</i>	O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Pelamycybium sinus-vindobonensis</i> Toulà	<i>Pelamycybium partschi</i> (Münster, 1846)	O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Sciaena angulata</i> Schubert		O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Sciaena telleri</i> Schubert		O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Umbrina subcirrhosa</i> Schubert		O	Vösendorf	Weinfurter 1954	
<i>Otolithus (Sciaenidarum) robustus</i>		O	Azerbajdzsán	Fossilium Catalogus	

				1968	
Otolithus (Sciaenidarum) sp.		O	, „Szlavónia” , Horvátország	Fossilium Catalogus 1968	
"Gobius" laevis Weiler	"genus aff. Pomatoschistus" laevis	O	Cabesti, Ripa, Belényesi-medence	Paná 1982	
? Macrurid sp.		O	Cabesti, Belényesi-medence	Paná 1982	
Acentrogobius ex. gr. modestus Gaemers et Schwarzhans	"genus Gobiidarum" modestus Gaemers et Schwarzhans 1973	O	Cabesti, Belényesi-medence	Paná 1982	
Acentrogobius rumanus n. sp.		O	Stracos, Cabesti, Belényesi-medence	Paná 1982	6
Colliolus (?) sp.	Gadidae sp. indet.	O	Cabesti, Belényesi-medence	Paná 1982	
Dentex sp.		O	Stracos, Belényesi-medence	Paná 1982	
Gadidae gen. et spec. indet.		F	Stracos, Rabagani, Belényesi-medence	Paná 1982	
garatfog		F	Stracos, Belényesi-medence	Paná 1982	
Gobiidae gen. et spec. indet.		F	Stracos, Dobresti, Sohodol, Ripa, Rabagani, Belényesi-medence	Paná 1982	
Gobiidarum sp.		O	Stracos, Ripa, Belényesi-medence	Paná 1982	
Gobius ex. gr. intimus Proch.		O	Stracos, Cabesti, Belényesi-medence	Paná 1982	
Gobius ex. gr. modestus Gaemers et Schwarzhans	"genus Gobiidarum" modestus Gaemers et Schwarzhans 1973	O	Stracos, Belényesi-medence	Paná 1982	
Gobius intimus Prochazka		O	Sohodol, Miheleu, Ripa, Belényesi-medence	Paná 1982	
Gobius pretiosus Prochazka		O	Dragesti, Ripa, Belényesi-medence	Paná 1982	
Gobius sp.		O	Cabesti, Belényesi-medence	Paná 1982	
Lepidotrigla cf. ringelei		O	Cabesti, Belényesi-medence	Paná 1982	
Merluccius sp.		O	Cabesti, Belényesi-medence	Paná 1982	
Merluccius vulgaris	Merluccius merluccius (Linnaeus, 1758)	O	Cabesti, Belényesi-medence	Paná 1982	
növényevő csontosshal foga		F	Stracos, Belényesi-medence	Paná 1982	
Pomatoschistus tenuis		O	Stracos, Cabesti, Sohodol, Dobresti, Ripa, Miheleu, Belényesi-medence	Paná 1982	
Pomatoschistus triangularis		O	Stracos, Cabesti, Ripa, Belényesi-medence	Paná 1982	
Raniceps pannonicus n. sp.		O	Stracos, Cabesti, Belényesi-medence	Paná 1982	5
Trachinus cf. bispis		O	Belényesi-medence	Paná 1982	
Trigla asperoides		O	Ripa, Belényesi-medence	Paná 1982	
Trigla sp.		O	Ripa, Belényesi-medence	Paná 1982	
Alosa cf. sculptata		V	Rudabánya, Ruda-hegy	Gaudant 1989	
garatfog		F	Balatonfüzfő-gyártelep	Makádi & Szónoki 1991	
otolithus		O	Balatonfüzfő-gyártelep	Makádi & Szónoki 1991	
"genus aff. Umbrina" aff. kokeni (Schubert, 1902)		O	Götzendorf, Ausztria	Brzobohatý 1992	320

"genus aff. <i>Umbrina</i> " <i>kokeni</i> (Schubert, 1902)		O	Götzendorf, Ausztria	Brzobohatý 1992	149
"genus aff. <i>Umbrina</i> " sp., juv.		O	Götzendorf, Ausztria	Brzobohatý 1992	2
"genus aff. <i>Umbrina</i> " sp., juv.		O	Stixneusiedl, Ausztria	Brzobohatý 1992	21
"genus Atherinidarum" sp.		O	Stixneusiedl, Ausztria	Brzobohatý 1992	1
<i>Aphanius</i> (<i>Aphanius</i>) <i>chios</i> Malz 1978		O	Stixneusiedl, Ausztria	Brzobohatý 1992	12
<i>Aphanius</i> sp. 1 cf. <i>A. sickenbergi</i> Menzel & Becker-Platen, 1981		O	Stixneusiedl, Ausztria	Brzobohatý 1992	1
<i>Aphanius</i> sp. 2 cf. <i>A. crassicaudus</i> (Agassiz, 1884)		O	Stixneusiedl, Ausztria	Brzobohatý 1992	1
Gobiidae indet. juv.		O	Stixneusiedl, Ausztria	Brzobohatý 1992	27
<i>Gobius</i> sp., aff. <i>G. dorsorostralis</i>		O	Stixneusiedl, Ausztria	Brzobohatý 1992	6
Sciaenidae indet.		O	Götzendorf, Ausztria	Brzobohatý 1992	4
otolithus		O	Kötcse, úrilak	Müller & Magyar 1992	1
otolithus		O	Kötcse, úrilak	Müller & Magyar 1992	1
otolithus		O	Kötcse-120	Müller & Magyar 1992	10
<i>Barbus</i> sp.	<i>Barbus</i> (" <i>Bertinius</i> ") <i>vindobonensis</i> n. sp.	Cs F	Götzendorf, Ausztria	Gaudant 1994	1
Familiae incertae ? Sciaenidae		Cs	Götzendorf, Ausztria	Gaudant 1994	18
<i>Palaeocarassius</i> sp.	<i>Barbus</i> (" <i>Bertinius</i> ") <i>vindobonensis</i> n. sp.	Cs F	Götzendorf, Ausztria	Gaudant 1994	250
<i>Rutilus</i> sp.	<i>Scardinius haueri</i> (Münster, 1842)	Cs	Götzendorf, Ausztria	Gaudant 1994	8
<i>Scardinius</i> nov. sp.	<i>Scardinius haueri</i> (Münster, 1842)	Cs	Götzendorf, Ausztria	Gaudant 1994	143
<i>Silurus</i> sp.		Cs	Götzendorf, Ausztria	Gaudant 1994	50
<i>Tinca</i> sp.		Cs F	Götzendorf, Ausztria	Gaudant 1994	100
Cyprinidae sp.		V F P	Bátaszék, téglagyár agyagbányája	Lennert et al 1999	4?
aff. <i>Umbrina</i> sp.	"genus aff. <i>Umbrina</i> " sp.	Cs F	Götzendorf, Ausztria	Böhme 2002	4
<i>Barbus</i> (" <i>Bertinius</i> ") <i>vindobonensis</i> n. sp.		Cs F	Götzendorf, Ausztria	Böhme 2002	T:51, B:2
<i>Barbus</i> (" <i>Luciobarbus</i> ") <i>subtruncatus</i> (Münster, 1842)		Cs F	valószínűleg Brunn-Vösendorf	Böhme 2002	1
<i>Cobitis martinii</i> nov. sp.		Cs	Götzendorf, Ausztria	Böhme 2002	3
<i>Cobitis</i> nov. sp.		Cs	Götzendorf, Ausztria	Böhme 2002	1
Gobiidae indet. juv.		Cs	Götzendorf, Ausztria	Böhme 2002	1
<i>Heterobranchus austriacus</i> Thenius 1952		Cs	Götzendorf, Ausztria	Böhme 2002	11
<i>Scardinius haueri</i> (Münster, 1842)		Cs F	Götzendorf, Ausztria	Böhme 2002	T:27, B:3
<i>Scardinius haueri</i> (Münster, 1842)		F	Vösendorf, Ausztria	Böhme 2002	14

<i>Silurus</i> nov. sp.		Cs	Götzendorf, Ausztria	Böhme 2002	24
<i>Tinca</i> sp.		Cs F	Götzendorf, Ausztria	Böhme 2002	T:10, B:1
<i>Acanthopterygii</i> gen. et spec. indet.		O	Studienka, Szlovákia	Pipík et al. 2004	
<i>Gobius</i> sp.		O	Studienka, Szlovákia	Pipík et al. 2004	
<i>Sciaena</i> sp.		O	Studienka, Szlovákia	Pipík et al. 2004	
<i>Sciaenidae</i> gen. et spec. indet.		O	Studienka, Szlovákia	Pipík et al. 2004	
<i>Solea</i> sp.		O	Studienka, Szlovákia	Pipík et al. 2004	
<i>?Trewasciaena</i> sp.	<i>? "genus aff. Umbrina" sp.</i>	O	Mataschen A, Ausztria	Schultz 2004	
<i>Barbus ("Bertinius")</i> sp.		F	Mataschen A, Ausztria	Schultz 2004	3
<i>Barbus ("Bertinius")</i> sp.		F	Mataschen B, Ausztria	Schultz 2004	39
<i>Moronidae</i> indet. gen. et sp.		V	Mataschen A, Ausztria	Schultz 2004	7
<i>Pelamycybium partschi</i> (Münster, 1846)		Cs	Mataschen A, Ausztria	Schultz 2004	3
<i>Pelamycybium partschi</i> (Münster, 1846)		F	Mataschen A, Ausztria	Schultz 2004	13
<i>Scardinius</i> sp.		F	Mataschen B, Ausztria	Schultz 2004	33
<i>Sciaenidae</i> indet.		O	Mataschen A, Ausztria	Schultz 2004	3
<i>Scombridae</i> indet.		Cs F	Mataschen A, Ausztria	Schultz 2004	15
<i>Sparidae</i> indet. gen. et sp.		Cs F	Mataschen B, Ausztria	Schultz 2004	T:6, B:2
<i>Sparus</i> sp.		F	Mataschen A, Ausztria	Schultz 2004	3
<i>Teleostei</i> indet. gen. et sp.		Cs	Mataschen A, Ausztria	Schultz 2004	tömege s
<i>Teleostei</i> indet. gen. et sp.		F	Mataschen B, Ausztria	Schultz 2004	11
<i>Trewasciaena</i> aff. <i>kokeni</i> (Schubert, 1902)		O	Mataschen A, Ausztria	Schultz 2004	2
<i>Trewasciaena</i> cf. <i>kokeni</i> (Schubert, 1902)		O	Mataschen A, Ausztria	Schultz 2004	1
<i>Trewasciaena kokeni</i> (Schubert, 1902)		O	Mataschen A, Ausztria	Schultz 2004	3
<i>Umbrina</i> aff. <i>cirrhosoides</i> (Schubert, 1902)		O	Mataschen A, Ausztria	Schultz 2004	1
<i>Umbrina</i> cf. <i>cirrosa</i> (Linnaeus, 1758)		O	Mataschen A, Ausztria	Schultz 2004	1
<i>Umbrina subcirrhosa</i> Schubert, 1902		O	Mataschen A, Ausztria	Schultz 2004	1
<i>Atherina</i> sp.		O	Studienka, Szlovákia	Pipík et al. 2004	
<i>Perca</i> sp. (<i>?P. edlaueri</i>)		V	Kisbér	Cziczter et al. 2009	1
<i>Umbrina</i> aff. <i>cirrosa</i> (Linnaeus, 1758)		O	Tata	Cziczter et al. 2009	1

3. melléklet – Az 5.3 alfejezetben szereplő adatok összefoglalása a megjelenés szerinti időrendben

név	OTBS (otolith, tooth, bone, scale)	lelőhely	irodalom
<i>Capitodus subtruncatus</i> Münster, 1842	Cs F	(Ausztria)	Münster 1842
<i>Soricidens haueri</i> nov. gen. nov. sp.	F	Neudörfl (Ausztria)	Münster 1842
<i>Capitodus subtruncatus</i> Münster, 1842	Cs F	Neudörfl (Ausztria)	Münster 1846
<i>Pimelodus Sadleri</i> n. sp.	Cs	Tataros (Bihar m., Románia)	Heckel 1849
<i>Clinus gracilis</i> n. sp.	Cs	Hernals, agyagbánya, Ausztria	Steindachner 1859
<i>Sphyræna viennensis</i> Steindachner	Cs	Hernals, agyagbánya, Ausztria	Steindachner 1859
<i>Caranx carangopsis</i> Heckel	Cs	Hernals, agyagbánya, Ausztria	Steindachner 1859
<i>Scorpaenopterus siluridens</i> Steindachner.	Cs	Hernals, agyagbánya, Ausztria	Steindachner 1859
<i>Clupea elongata</i> n. sp.	Cs	Hernals, agyagbánya, Ausztria	Steindachner 1860
<i>Clupea melettaeformis</i> n. sp.	Cs	Hernals, agyagbánya, Ausztria	Steindachner 1860
<i>Gobius viennensis</i> n. sp.	Cs	Hernals, agyagbánya, Ausztria	Steindachner 1860
<i>Gobius elatus</i> n. sp.	Cs P	Hernals, agyagbánya, Ausztria	Steindachner 1860
<i>Gobius oblongus</i> n. sp.	Cs P	Hernals, agyagbánya, Ausztria	Steindachner 1860
<i>Syngnathus helmsii</i> n. sp.	Cs	Radoboj (Horvátország)	Steindachner 1860
<i>Morrhua aeglefinoides</i> n. sp.	V	Podsused, Horvátország	Kner & Steindachner 1863
<i>Brosmius susedanus</i> n. sp.	Cs	Podsused, Horvátország, halmaradványos rétegek	Kner 1863
<i>Gadus szagadatus</i> n. sp.	Cs	Szakadat (Románia)	Steindachner 1863
<i>Brosmius elongatus</i> n. sp.	Cs	Dolje, Horvátország	Gorjanović-Kramberger 1884
<i>Brosmius fuchsianus</i> n. sp.	Cs	Podsused, Horvátország	Gorjanović-Kramberger 1884
<i>Brosmius Strossmayeri</i> n. sp.	Cs	Podsused, Horvátország	Gorjanović-Kramberger 1884
<i>Brosmius susedanus</i> Kner, 1863	Cs	Podsused, Horvátország	Gorjanović-Kramberger 1884
Otolith	O	Sibinj, „paludinás rétegek	Gorjanović-Kramberger 1891
<i>Pimelodus Sadleri</i> Heckel 1849	Cs	Tataros (Bihar m., Románia)	Lambrecht 1916

A táblázatban szereplő elnevezések és mai nevük

Beocsin
Cserevics
Londjica
Neudörfl

Beočin
Čerevič
Londžica
Neudorf an der March

Podsused
Szakadat
Tataros

ma Zágráb része
Oltszakadát, Sacadate
Brusturi

4. melléklet – A PAST program elemzéseihez felhasznált adatok

[illegible]

Phycis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Raniceps	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Scardinius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14		
Serranus	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Silurus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Solea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0		
Sparus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Trachinus	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Trigla	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Umbrina	1	1	1	0	23	0	0	0	1	8	0	76	2	0	0	0	6	1	0	0	3	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	3	1	1	3	1	2